

Colección PASATEXTOS

UniRío
editora



Comportamiento animal reproductivo

Un enfoque evolutivo

Andrea Rosa Steinmann

ISBN 978-987-688-267-5

e-book

Steinmann, Andrea R.,
Comportamiento animal reproductivo : un enfoque evolutivo / Steinmann, Andrea R.. - 1a ed .
- Río Cuarto : UniRío Editora, 2018.
Libro digital, PDF - (Pasatextos)

Archivo Digital: descarga y online
ISBN 978-987-688-267-5

1. Reproduccion Animal. 2. Ecología. I. Título.
CDD 577.7

2018 © Andrea R. Steinmann

2018 © UniRío editora. Universidad Nacional de Río Cuarto
Ruta Nacional 36 km 601 – (X5804) Río Cuarto – Argentina
Tel.: 54 (358) 467 6309 – Fax.: 54 (358) 468 0280
editorial@rec.unrc.edu.ar
www.unrc.edu.ar/unrc/comunicacion/editorial/

Primera Edición: *Agosto de 2018*

Ilustración de tapa: Ana Lucía Carusillo



Este obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución 2.5 Argentina.

<http://creativecommons.org/licenses/by/2.5/ar/deed.es> AR



Consejo Editorial

Facultad de Agronomía y Veterinaria
Prof. Laura Ugnia y Prof. Mercedes Ibañez

Facultad de Ciencias Económicas
Prof. Nancy Scattolini y Prof. Silvia Cabrera

Facultad de Ciencias Exactas,
Físico-Químicas y Naturales
Prof. Sandra Miskoski

Facultad de Ciencias Humanas
Prof. Gabriela Jure

Facultad de Ingeniería
Prof. Marcelo Alcoba

Biblioteca Central Juan Filloy
Bibl. Claudia Rodríguez y Prof. Mónica Torreta

Secretaría Académica
Prof. Ana Vogliotti y Prof. José Di Marco

Equipo Editorial

Secretaria Académica: *Ana Vogliotti*

Director: *José Di Marco*

Equipo: *José Luis Ammann, Daila Prado, Maximiliano Brito,
Ana Carolina Savino, Soledad Zanatta, Lara Oviedo y Daniel Ferniot.*

ÍNDICE DE CONTENIDOS

Prefacio	6
CAPÍTULO 1: COMUNICACIÓN Y SEÑALES	
Prólogo	8
1.1- Breve introducción	13
1.2- Comunicación de información	17
1.2.1- Las cuatro preguntas de Tinbergen	17
1.2.2- Comunicación	22
1.3- ¿Qué tipo de información se comunican los animales?	23
1.4- Señales de comunicación	27
1.5- Tipos de señales	29
1.5.1- Señales visuales	29
1.5.2- Señales auditivas	33
1.5.3- Señales táctiles	38
1.5.4- Señales eléctricas	39
1.5.5- Señales químicas: feromonas	40
CAPÍTULO 2: CONFLICTO SEXUAL	
Prólogo	44
2.1- Diferentes interpretaciones de los roles sexuales	48
2.2- Origen del conflicto sexual	54
2.3- Conflicto sexual interlocus y conflicto sexual intralocus	60
2.3.1- Conflicto intralocus:	61
2.3.2- Conflicto interlocus:	63
2.4- Contra-estrategias de las madres hacia potenciales infanticidas como un ejemplo de conflicto interlocus	69
2.4.1- Valor adaptativo del infanticidio	69
2.4.2- Evolución de contra-estrategias hacia el infanticidio	72
CAPÍTULO 3: SELECCIÓN SEXUAL: ELECCIÓN DE PAREJA	
3.1-Breve referencia a la selección sexual	75
3.2- ¿Qué prefieren las hembras?	79

3.3- Modelos de selección de pareja	80
3.4- Modelos genéticos	84
3.4.1- Beneficios directos	84
3.4.2- Beneficios indirectos: Modelo <i>runaway selection</i> , o proceso fuera de control	85
3.4.3- Beneficios indirectos: Modelo de buenos genes	89
3.4.4- Beneficios indirectos: Modelo de hándicap, o de desventajas	92
3.4.5- Beneficios indirectos: Modelo de resistencia a los parásitos	95
3.4.6- Beneficios indirectos: Modelo de Sesgo sensorial o de explotación sensorial	105
3.4.7- Modelo de seducción antagónica o selección por resistencia (<i>Chase-Away Selection</i>)	109
3.5- Modelos no-genéticos	115
3.5.1- Aprendizaje o Impronta Sexual (<i>Sexual imprinting</i>)	115
3.5.2- Copia de elección de pareja (<i>Mate Choice Copying</i>)	119
3.6- Elección de macho en relación a su jerarquía de dominancia	120
3.7- Selección de pareja post-apareamiento, o elección críptica de hembras	125

CAPÍTULO 4: SISTEMAS, ESTRATEGIAS Y TÁCTICAS DE APAREAMIENTO

4.1- Sistemas y estrategias de apareamiento, conflicto sexual, e inversión reproductiva	133
4.2- Predictores de sistemas de apareamiento: intensidad de la selección sexual	136
4.2.1- Potencial ambiental para la poliginia	136
4.2.2- Grado o intensidad de competencia por apareamientos	138
4.2.3- Modelo de umbral de poliginia	139
4.2.4- Circunstancias que conducirían a la evolución de la monogamia	141
4.2.5- Circunstancias que conducirían a la evolución de la promiscuidad	145
4.3- Sistemas, estrategias y tácticas de apareamiento: definiciones y relaciones	147
4.4- Una posible hipótesis de la evolución de los sistemas de apareamiento	150
4.5- Características generales de los sistemas de apareamiento	154
4.6- Características de las tácticas de apareamiento	158
4.7- Tácticas reproductivas alternativas (TRAS)	159

4.8- Tácticas reproductivas alternativas en especies monógamas	167
--	-----

BIBLIOGRAFÍA CITADA	169
----------------------------	-----

PREFACIO

" Es siempre recomendable percibir claramente nuestra ignorancia"

"Matar un error es tan buen servicio, y a veces incluso mejor, como el establecimiento de una nueva verdad o hecho"

Charles Robert Darwin
(1809-1882)

"Yo no enseño a mis alumnos, solo les proporciono las herramientas con las que puedan aprender"

Albert Einstein

La ecología comportamental es un campo del conocimiento de la biología que tiene como objeto estudiar la manera en que cada comportamiento contribuye a la supervivencia y reproducción de los individuos en relación a su medio ambiente, ecológico y social. De esta manera, se ocupa de analizar el valor de supervivencia que presentan los diferentes comportamientos animales teniendo en cuenta la clase de alimento que comen, los requerimientos de refugio y nidificación que precisan, los enemigos que tienen, las parejas reproductivas que prefieren, los requerimientos de cuidado parental de sus crías, etc. Así, y como un ejemplo entre muchos, las presiones ecológicas determinarán si "agruparse espacialmente" es un comportamiento favorecido o penalizado por la selección natural, si ser infiel a su pareja reproductiva es un comportamiento favorecido o penalizado por la selección sexual.

La ecología comportamental no solo se ocupa de aquellas estrategias comportamentales de supervivencia a través de la explotación de recursos y la evitación de depredadores, sino también de cómo el comportamiento contribuye al éxito reproductivo. De este modo, la ecología comportamental incluye el estudio de la competencia entre individuos por la oportunidad de reproducirse y transmitir sus genes a futuras generaciones. En este libro se explorará el escenario evolutivo de procesos y mecanismos que conducen a aumentar el éxito reproductivo de los animales.

Con el fin de facilitar la comprensión de los diferentes temas se presentan numerosos esquemas, cuadros y figuras. Finalmente, en el desarrollo de cada temática se brindan varias citas bibliográficas relacionadas a consideraciones específicas de las mismas. Si bien existe una gran cantidad de autores que en diferentes momentos han contribuido al conocimiento de la ecología comportamental, para este libro hemos seleccionado aquellos autores que se han constituido en referentes teóricos del comportamiento animal reproductivo. Este material bibliográfico pretende acompañar la formación de estudiantes de la ecología comportamental, proveyéndoles herramientas que les permitan dar sus primeros pasos en el estudio de diferentes aspectos del comportamiento de reproducción animal. Los diferentes temas se presentan desarrollados alrededor del eje evolutivo, destacando el valor adaptativo de las diferentes estrategias comportamentales surgidas principalmente a través de la selección sexual.

Andrea R Steinmann

CAPÍTULO 1

COMUNICACIÓN Y SEÑALES

Prólogo

Inicialmente en el siglo XX, se comprobó que las especies y organismos se ven condicionados por los entornos donde se desarrollan. Específicamente para nuestra especie, el psicólogo francés Henri Piéron (1881 - 1964), fundador de la psicología científica, en su libro titulado Nuevo Tratado de Psicología y Psicología Zoológica y publicado en 1941, afirma que *"El universo del hombre está evidentemente condicionado por la naturaleza, y por otra parte, por las capacidades de los receptores sensoriales. En realidad, nuestro mundo, tal como lo conocemos, está hecho de sensaciones, está hecho de luz, de colores, de formas, de calor, de sonidos, de olores, de sabores y de impresiones engendradas por fuerzas mecánicas"*.

Más tarde, Ernest Baumgardt (1904-1969) escribe en su obra titulada "Las sensaciones en el animal", publicada en el año 1953, que *"Nuestros sentidos no nos transmiten una imagen fiel, ni aun aproximativa de nuestro medio. No nos dicen en absoluto lo que las cosas son, sino que nos suministran solamente sus símbolos. Son estos últimos, las sensaciones, las que determinan nuestra conducta por el canal de la percepción y, cuando se trata de una conducta refleja, sucede lo mismo gracias al concurso de mecanismos cerebrales superiores, poco conocidos aun. En los animales superiores, la evolución ha desarrollado y diferenciado esta capacidad por medio de aparatos receptores especializados, llamados órganos de los sentidos", y las acciones de las fuerzas del mundo exterior sobre estos se denominan estímulos exteroceptivos".* Ya situados en el siglo XXI, Font y Carazo, lamentando que nociones inadecuadas de la anticuada etología clásica hubieran dado lugar a interpretaciones antropocentristas y simplistas que condujeran a concluir que los animales fueran capaces de practicar de manera consciente la manipulación, la persuasión o el engaño, afirmaron que los resultados obtenidos durante las últimas décadas han dado lugar a importantes avances en nuestra comprensión de la comunicación animal.

En su libro titulado "Evolución de la Comunicación Animal", publicado en el año 2009, estos autores manifiestan que, *"si bien en un antiguo contexto se interpretaba que en un mundo, en el que parece que lo mejor sería pasar desapercibido, muchos animales invertían considerable tiempo y energía en darse a conocer a los demás, ahora se comprende que muchos de dichos rasgos morfológicos o comportamentales llamativos funcionan efectivamente como señales comunicativas"*. Esta conclusión condujo a profundizar y sistematizar las investigaciones sobre comunicación animal. Así, el canto de las aves, los sonidos que producen muchos insectos, la brillante coloración de mariposas, peces tropicales y aves, o las expresiones faciales de los primates, fueron finalmente interpretados como claros ejemplos de comunicación animal que exigían una explicación científica.

Una condición necesaria para la cooperación entre los miembros de una especie es la comunicación. Si bien cuando se habla de comunicación, lo primero en lo que pensamos es en el lenguaje humano, la comunicación de ninguna manera se limita a nuestra especie; más aun, toda transferencia de información entre organismos vivos es un ejemplo de comunicación.

La comunicación, en el contexto del comportamiento animal, se refiere a cualquier proceso que permite a los organismos enviar y recibir información. La comunicación animal se basa en el reconocimiento e interpretación de diversas señales morfológicas, fisiológicas, comportamentales, etc., exhibidas por individuos intra e interespecíficos, resultado de la evolución, por selección natural o por selección sexual.

A través de estos mecanismos evolutivos, aquellos rasgos fenotípicos heredables que permitan la comunicación y el reconocimiento de información que aumente la probabilidad que un individuo sobreviva y se reproduzca (aptitud), incrementarán su frecuencia en una población o especie.

De esta manera, los individuos de una población, o un grupo social o reproductivo, será capaz de emitir y recibir mensajes que conduzcan a provocar cambios en su propio comportamiento o sobre el de otros animales, de la misma o distinta especie.

Así, el reconocimiento e interpretación de señales visuales, auditivas, táctiles o químicas, permiten a los animales tomar decisiones que tiendan a aumentar su aptitud (fitness). Sin las señales, el reconocimiento de individuos co-específicos, la obtención de pareja reproductiva, la elección de una óptima

pareja reproductiva, el reconocimiento de la propia descendencia a la cual proveer cuidado parental, la dispersión natal y/o reproductiva, el mantenimiento de barreras reproductivas pre-apareamiento, la huída de situaciones peligrosas, la migración, el mantenimiento de la cohesión de grupos, el altruismo (por mencionar solo algunos de numerosos procesos biológicos), serían imposibles de llevarse a cabo. De esta manera, la comunicación es de vital importancia para la supervivencia y reproducción de los individuos.



Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencias de: Creative Commons CC0.Wikipedia; Extraídas de pixabay.com: <https://pixabay.com/es/flamencos-las-aves-rosa-animales-1335042/>; <https://pixabay.com/es/gatos-ligar-flirtear-sexo-2135773/> <https://pixabay.com/es/más-sage-grouse-ave-936696/>

1.1- BREVE INTRODUCCIÓN

El objetivo del estudio de la comunicación animal es ante todo identificar, describir y comprender los mecanismos de la transmisión de señales en diferentes contextos. Es una temática que ha contribuido enormemente sobre otros campos del conocimiento, desde la tecnología de la información hasta la neurociencia, permitiendo encontrar métodos cada vez mejores para descifrar el "mensaje" real que forma la base de la comunicación. De todos los campos de investigación y disciplinas involucradas en las ciencias biológicas, la comunicación probablemente ha recibido la mayor atención en décadas, involucrando investigación innovadora en etología, fisiología, psicología e inventos tecnológicos relevantes (Kaplan 2014).

Típicamente, se dice que ocurre comunicación animal cuando "... la acción o señal dada por un organismo (el emisor) es percibida por y altera el patrón de probabilidad de comportamiento en otro organismo (el receptor) (Figura 1.1). Si bien tanto el emisor como el receptor deben participar para que se produzca la comunicación, en algunos casos / situaciones, solo uno de los participantes se beneficia de la interacción.

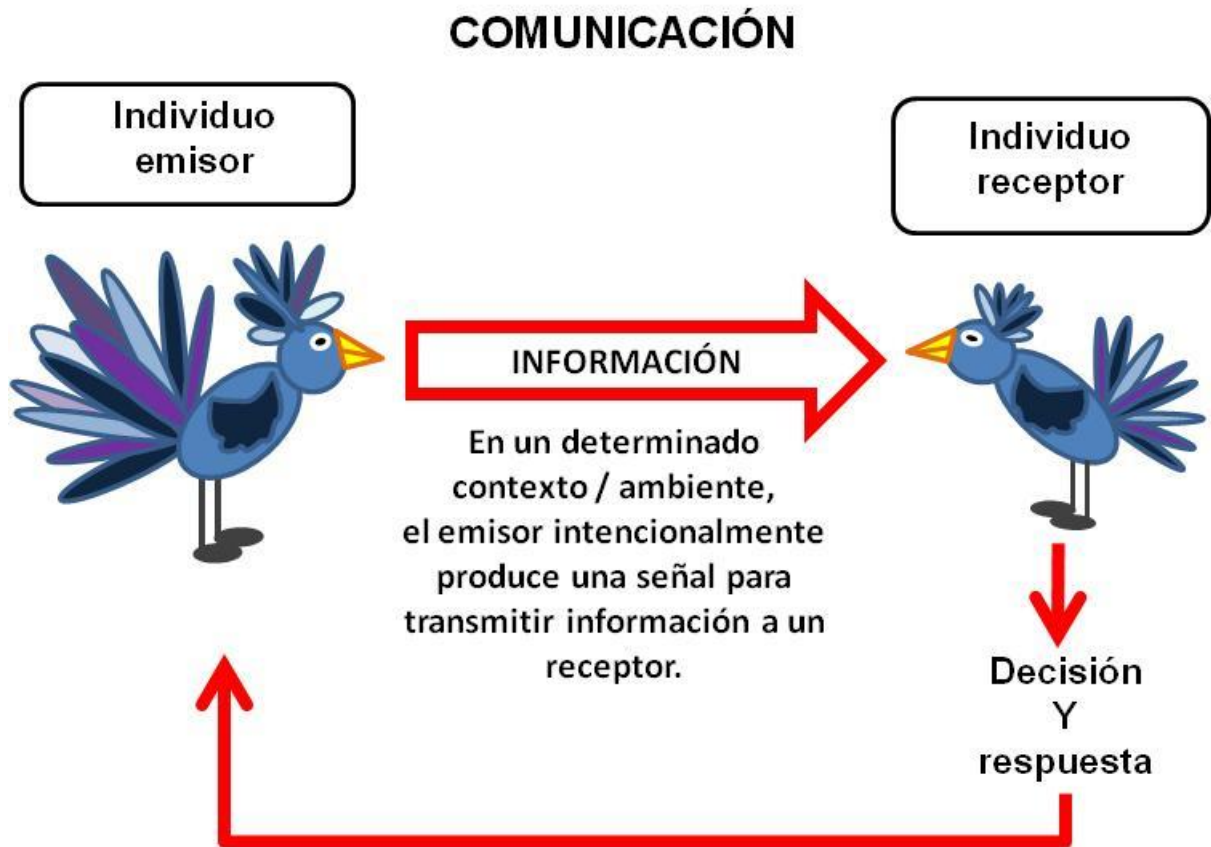


Figura 1.1: Mecanismo básico de la comunicación animal. Imagen de la autora.

No obstante, según Kaplan (2014), debido a las variables involucradas cualquier definición de comunicación es un poco incierta. En principio la definición básica parece muy simple: para que haya comunicación entre animales uno necesita al menos dos participantes (A y B); A envía una señal y B la recibe, y como consecuencia de ello cambia su comportamiento. Sin embargo, una exhibición, un estado o despliegue, puede no constituir una señal en absoluto. Según esta autora, un individuo de quien pudo haber emanado un sonido, pudo haber producido el llamado para cualquier variedad de propósitos; por ejemplo, una llamada auto-dirigida para mapear su ubicación tal como se suponía que ocurría en la ecolocación, o una llamada emitida involuntariamente cuando se encontraba en una situación de peligro o inesperada. Esto hace que el emisor original de la llamada no sea un “señalizador”, aun cuando su

llamada pueda ser interpretada como una señal para un receptor; más aun, incluso si de hecho se tratara de una verdadera señal comunicativa, los puntos A y B podrían encontrarse separados por el tiempo y el espacio (Figura 1.2) (Kaplan 2014).

- La comunicación suele ser entre animales de una misma especie, pero también puede ocurrir entre animales de diferentes especies (presa-depredador).
- En general los animales se comunican usando señales, que pueden incluir señales visuales, auditivas, químicas, o táctiles.
- Las señales y los comportamientos de comunicación participan en una gran variedad de actividades, tales como la conformación de parejas reproductivas, el establecimiento de las condición de dominancia, la adquisición y mantenimiento de un territorio, la coordinación de la actividad grupal, cuidado de crías, juveniles y/ o hembras receptivas, etc.
- La comunicación se produce cuando un animal transmite información a otro animal y ocasiona algún tipo de cambio en el animal que obtiene la información.
- El éxito de la comunicación depende del contexto ambiental y social, y de la etapa ontogénica del individuo receptor. Así, el emisor de la comunicación puede obtener la respuesta esperada o ser ignorado por el receptor (Figura 1.3).

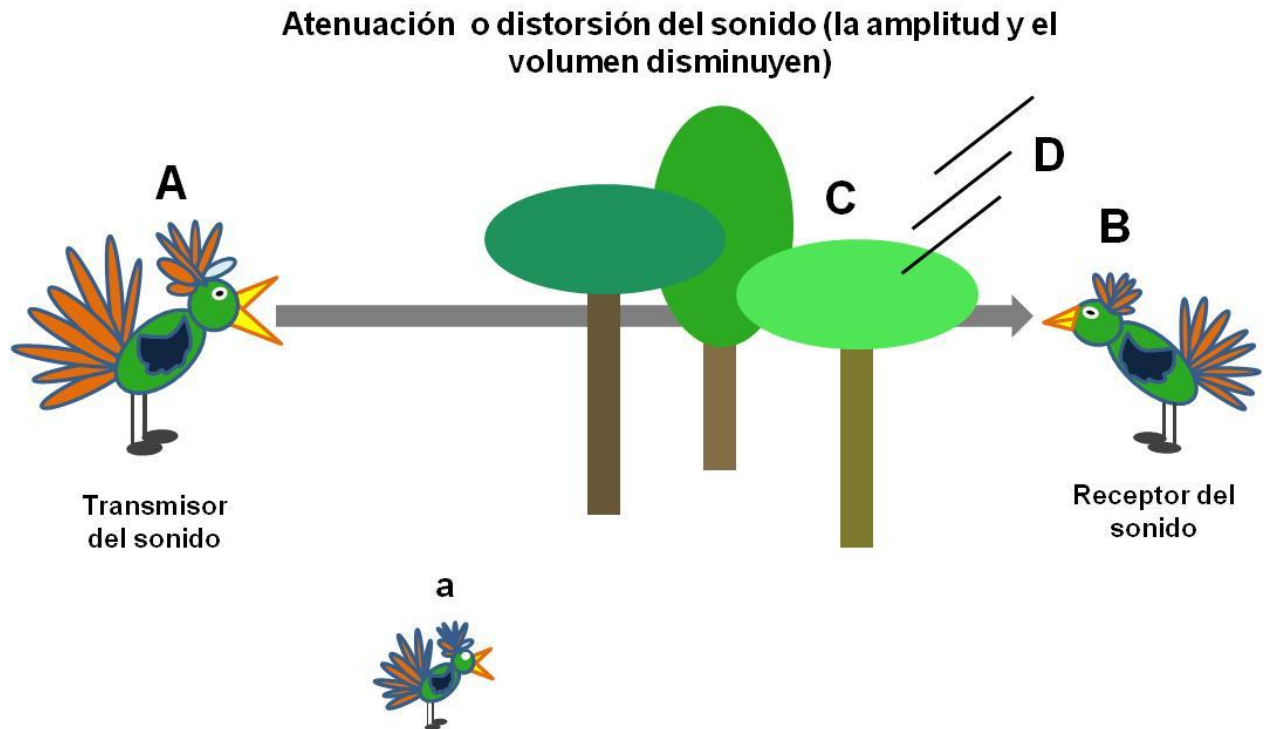


Figura 1.2: El emisor (A) vocaliza y el receptor (B) escucha el sonido. Sin embargo, la señal no llegará en el mismo estado en el que estaba en el punto de partida. La distancia sola hace que la amplitud del sonido disminuya (atenuación); además, otros factores pueden causar una disminución o una distorsión: **a** representa otra fuente de sonido de frecuencia similar que hace que sea más difícil percibir la señal enviada desde **A** una vez alcanzado y pasado el punto **a**; **C** representa una de muchas posibles obstrucciones que contribuyendo a interferir el sonido; **D** representa una obstrucción no perceptible, tales como los sonidos originados por el viento, las corrientes ascendentes y la niebla, capaces de distorsionar los sonidos. Modificado de Gisela Kaplan, *WIREs Cogn Sci* 2014, 5:661–677. doi: 10.1002/wcs.1321.

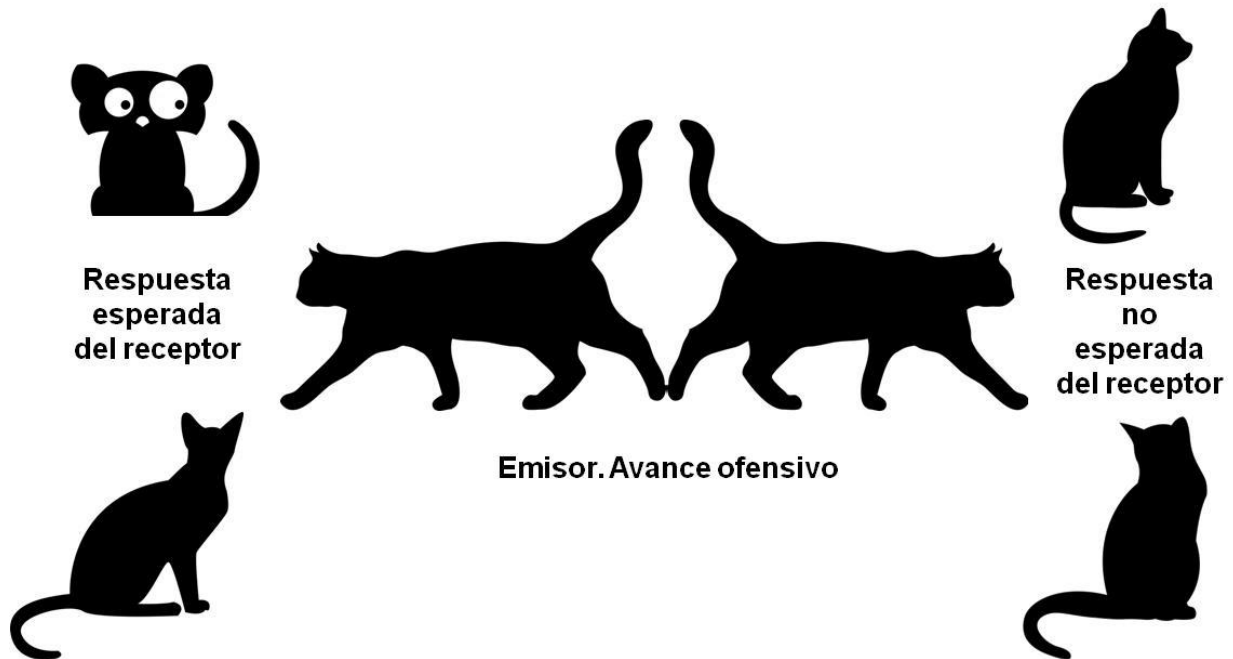


Figura 1.3: Posibles respuestas del receptor a la comunicación del emisor. Imágenes sin restricción registradas según Licencias de: Imágenes registradas en el dominio público según Licencias de: Creative Commons/Creative Commons CC0.Wikipedia; Extraídas de: <https://pixabay.com/es/negro-gato-lindo-silueta-3031652/>, <https://pixabay.com/es/gato-resaca-mieze-sentado,185456/> <https://pixabay.com/es/silueta-gato-ronroneo-negro-adidas-312357/> <https://pixabay.com/es/gato-animal-la-silueta-1583522/>

1.2- COMUNICACIÓN DE INFORMACIÓN

1.2.1- Las cuatro preguntas de Tinbergen:

Tinbergen (1963) sugirió que, ante cualquier rasgo morfológico o comportamental, pueden plantearse cuatro cuestiones independientes en cuanto a mecanismo, ontogenia, filogenia o función. Las cuatro preguntas de Nikolaas Tinbergen, basadas en un planteo original de Aristóteles, son categorías complementarias de explicaciones (o niveles de análisis) para el comportamiento. Ellas sugieren que una comprensión integradora del comportamiento animal debe incluir tanto un análisis de comportamiento próximo y final (funcional), así como una

comprensión de la historia filogenética, y/o del desarrollo, y de los mecanismos actuales (Tinbergen 1948; 1951, 1957, 1963).

Por ejemplo, cuando se hace referencia al objetivo de la visión en animales, incluso cuando se les pregunta sobre ella a los estudiantes de escuela primaria, la respuesta general inmediata es que los animales tienen visión para ayudarlos a encontrar comida y evitar el peligro (o sea, se hace una referencia a la función / adaptación). Por su parte, los biólogos tienen tres explicaciones adicionales: la vista es causada por una serie particular de pasos evolutivos (filogenia), la vista está mediada por la mecánica del ojo (mecanismo / causalidad), e incluso por el proceso del desarrollo de un individuo (su ontogenia). Aunque estas respuestas pueden ser muy diferentes, ellas presentan un alto grado de consistencia entre sí. Esta idea fue formulada en la década de 1960 cuando Tinbergen delineó las cuatro preguntas basadas en las cuatro causas de Aristóteles (Hladký y Havlíček 2013). Así, tendremos cuatro formas de explicar la percepción visual:

- I. **a través de su función** - Según Hladký y Havlíček (2013), corresponde a la causa final de Aristóteles.
- II. **a través de su historia filogenética o evolutiva** - Según Hladký y Havlíček (2013), corresponde a la causa formal de Aristóteles.
- III. **a través de su causalidad o mecanismo que la conduce** - Según Hladký y Havlíček (2013), corresponde a la causa eficiente de Aristóteles.
- IV. **a partir del desarrollo individual** - Según Hladký y Havlíček (2013), corresponde a la causa material de Aristóteles.

I) Función / adaptación (explicación evolutiva).

La teoría de la evolución de Darwin por selección natural constituye una explicación científica de por qué el comportamiento de un animal suele estar adaptado para la supervivencia y la reproducción en su entorno. Sin embargo, alegar que un mecanismo, una estructura o un carácter en particular se encuentra adaptado al entorno actual es diferente de afirmar que este mecanismo, estructura o carácter, fue

seleccionado en el pasado aduciendo las mismas causas explicativas actuales. De hecho, muchas características se han desviado de su función original relacionándose posteriormente a una nueva función. Cualquier estructura, estructura, órgano, comportamiento, etc., que no hubiera evolucionado originalmente bajo selección natural para su uso actual, ya sea porque realizaba una función distinta en los antepasados, o bien porque no era funcional en los antepasados, Gould y Vrba (1982) y Gould (1991) las denominaron "exaptaciones". Es decir, que el "historial" de una adaptación depende de la relación entre la función, el entorno de su desarrollo y la evolución. Según Tinbergen (1953), la función y la evolución de un determinado carácter morfológico, fisiológico o comportamental, a menudo se presentaban incorrectamente explicados como dos cuestiones separadas y distintas, siendo que, si estos se encuentran presentes debido a su selección, su función y su evolución son inseparables.

II) Filogenia / Evolución (explicación evolutiva).

La evolución incluye tanto la historia de un organismo (población, especie), a través de su filogenia, como la historia de la selección natural actuando sobre un determinado carácter (origen de adaptaciones) (Alcock 2001; Mayr 2001). Según Buss et al. (1998) y Mayr (2001), existen varias razones por las que la selección natural puede no lograr un "diseño óptimo": una de ellas implica procesos aleatorios como la mutación y la deriva génica, y otra involucra las restricciones resultantes del desarrollo evolutivo temprano. Cada organismo alberga rasgos, tanto anatómicos como de comportamiento, de etapas filogenéticas previas, ya que muchos rasgos se conservan a medida que las especies evolucionan. La reconstrucción de la filogenia de una especie a menudo permite comprender la "singularidad" de las características recientes: las etapas filogenéticas anteriores y las (pre) condiciones que persisten, a menudo también determinan la forma de características más modernas. Por ejemplo, el ojo vertebrado (incluido el ojo humano) tiene un punto ciego, mientras que los ojos del pulpo no. En estos dos linajes, el ojo fue originalmente "construido" de una forma o de otra, pero una vez que se "construyó" el ojo vertebrado, no hubo formas intermedias que fueran adaptativas y que les hubieran permitido evolucionar sin un punto ciego.

III) Mecanismo / causalidad (explicación inmediata).

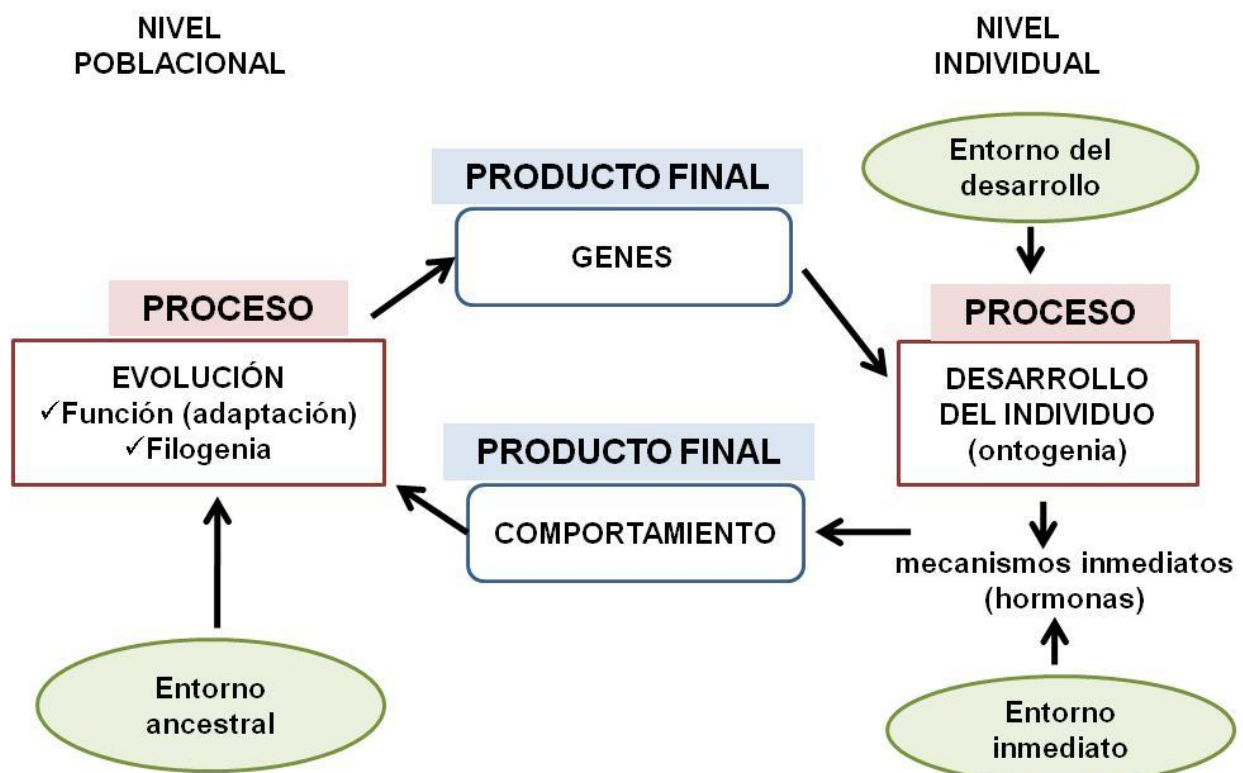
Algunos ejemplos de mecanismos causales próximos incluyen, entre otros: el área de Broca del cerebro (una pequeña sección del cerebro humano que tiene un papel crítico en la capacidad lingüística); hormonas; feromonas. Así, los biólogos se enfrentan a diversos niveles de complejidad individual (químico, fisiológico, psicológico, social), y por lo tanto, en sus investigaciones no pueden dejar de contemplar las relaciones causales y funcionales dentro y entre estos niveles (por ejemplo, examinar la influencia de las condiciones sociales y ecológicas en la liberación de ciertos neurotransmisores y hormonas, y los efectos de tales liberaciones en el comportamiento animal, considerando igualmente importantes a todos los niveles implicados).

IV) Ontogenia / Desarrollo

En la segunda mitad del siglo XX, los científicos sociales debatieron si el comportamiento humano era el producto de la naturaleza (genes) o la crianza (el medio ambiente en el período de desarrollo, incluida la cultura). Un ejemplo de interacción (a diferencia de la suma de los componentes) implica familiaridad desde la infancia. En una serie de especies, los individuos prefieren asociarse con individuos familiares, pero prefieren aparearse con otros no familiares (Alcock 2001). Así, la información genética expresada en los individuos al momento de alcanzar la maduración sexual y asociada al comportamiento de apareamiento (especialmente al relacionado con la elección de una determinada pareja reproductiva), conduciría a la evitación de la endogamia. Por otra parte, muchas formas de aprendizaje evolutivo tienen un período crítico; por ejemplo, la impronta o troquelado en numerosas especies de gansos; el copiado, por parte de hembras sexualmente maduras pero aun no reproductivamente activas, de la elección de parejas reproductivas de diferente calidad por parte de hembras reproductivamente activas en algunas especies de monos). Por otro lado, Wilson (1998) y Alcock (2001) proponen los conceptos denominados "aprendizaje preparado" y "aprendizaje sesgado", respectivamente. Si bien estos autores los denominan de

distinto modo, ambos refieren a situaciones en las cuales un individuo adquiere un aprendizaje a consecuencia de una mala o buena experiencia particular que no incluye la interacción con co-específicos (relación entre un determinado alimento y sus consecuencias, interacciones interespecíficas, etc. que conduce a la asociación entre un olor, color, etc y el resultado de la experiencia.

En el **Cuadro 1.1** muestra las relaciones causales entre las cuatro categorías explicativas.



Cuadro 1.1: Explicaciones del comportamiento animal: relaciones causales entre las cuatro categorías explicativas (Adaptado de Tinbergen, 1963). A la izquierda del mismo se presentan las explicaciones evolutivas a nivel de especie, y a la derecha se presentan las explicaciones inmediatas a nivel individual. En la parte media del Cuadro se hallan los productos finales de esos procesos: genes (es decir, genoma) y comportamiento, que pueden analizarse en ambos niveles.

Este esquema constituye un marco básico de los campos del estudio y comprensión del comportamiento, y que incluyen de manera superpuesta a la etología, la ecología del comportamiento, la psicología comparada, la sociobiología, la psicología evolutiva y la antropología. Si bien fue Julian Huxley quien planteó las tres primeras preguntas, estas no lograron distinguir entre el valor de la supervivencia y la historia evolutiva. Justamente fue la cuarta pregunta de Niko Tinbergen la que finalmente aclaró la visión y comprensión de esta problemática (Tinbergen 1963). La reproducción y los procesos de selección sexual refieren a la última de estas cuestiones, y son imposibles sin la mediación de la comunicación y el uso de señales, ya que los animales suelen presentar sofisticados rasgos para comunicarse la información necesaria para el apareamiento y otras actividades (Cabido Quintas 2009).

1.2.2- Comunicación:

Wilson (1975), define la comunicación en el contexto de la sociobiología y la describe como aquel rasgo (señal) o acción que, al ser exhibida por un determinado individuo, al ser percibida por otro altera la probabilidad de su comportamiento, o su patrón comportamental, en un contexto adaptativo para uno o ambos participantes.

Por su parte, Hailman (1977), la define desde un punto de vista etológico y expresa que, la comunicación es la transferencia de información a través de señales enviadas en un canal entre el emisor y un receptor. La existencia de comunicación se reconoce a través de la diferencia en el comportamiento del receptor, reconocido en dos situaciones que difieren solo en la presencia o ausencia de la señal emitida correspondiente.

Dusenbery (1992), desde la perspectiva de la ecología sensorial, describe el término “comunicación verdadera” como aquella que se encuentra restringida a casos en los que el individuo transmisor se involucra en un comportamiento que es netamente adaptativo porque genera una señal, y la interacción mediada por esta señal es

adaptativa tanto para el individuo generador como también para el individuo receptor de la misma.

Por otra parte, desde la ecología comportamental, Krebs y Davies (1993, 1997) definen comunicación como el proceso en el cual los actores usan señales o despliegues con diseños específicos que modifican el comportamiento de los individuos a los cuales están dirigidas.

Según Endler (1992, 1993), la comunicación incluye necesariamente la interacción de dos sistemas distintos dentro de la misma especie, un emisor y un receptor, que pueden estar sometidos a muy diferentes presiones y restricciones evolutivas.

Por su parte, Kimura (1993) define comunicación en un sentido mucho más estricto, para referirse a comportamientos mediante los cuales un miembro de una especie transmite información a otro miembro de la misma especie.

1.3- ¿QUÉ TIPO DE INFORMACIÓN SE COMUNICAN LOS ANIMALES?

- ✓ **Cuidado parental:** En aquellas especies en las cuales el cuidado parental es una estrategia que aumenta el éxito reproductivo de los padres y la sobrevivencia de la descendencia, la comunicación coordina las conductas de los padres y de las crías.
- ✓ **Reconocimiento:** De pertenencia a la misma especie, al mismo grupo social, al mismo grupo reproductivo, etc.
- ✓ **Solicitud:** De clemencia, de apareamiento, de provisión de alimento por parte de las crías, etc.
- ✓ **Anuncio sexual:** Algunas de las señales de comunicación más extravagantes desempeñan un papel muy importante en la atracción del sexo opuesto para la obtención de apareamientos. Para lograr una

reproducción exitosa es imprescindible identificar a un miembro del sexo opuesto perteneciente a la misma especie y con condición reproductiva adecuada; así como también evaluar los indicadores de la calidad de la pareja. Muchas especies presentan elaborados comportamientos y/o señales de comunicación directamente relacionadas con el apareamiento, lo que puede implicar atraer a individuos del sexo opuesto o competir con otros potenciales competidores para el acceso a parejas reproductivas. Frecuentemente los comportamientos de comunicación asociados al apareamiento son altamente ritualizados. Entre aquellos que conducirían a la atracción del sexo opuesto se pueden mencionar las danzas complejas, características morfológicas muy llamativas (ornamentales, conspicuas), patrones elaborados de conducta (búsqueda y ofrecimiento de regalos nupciales, construcción de pérgolas nupciales y/o nidos, vocalización de melodías complejas, etc. Por otra parte, la comunicación implicada en el desplazamiento de potenciales rivales incluye entre otros, exhibiciones agresivas ritualizadas (posturas, gestos o vocalizaciones de amenazas).

✓ **Transmisión de información ambiental (Alarma de depredador), e Integración social (llamadas de contacto).**

Muchas especies animales que viven en grupos sociales o familiares, dependen en gran medida de los sistemas de comunicación para transmitir información sobre el medio ambiente a otros miembros del grupo, especialmente a parientes cercanos. En biología evolutiva se dice que un organismo se comporta altruísticamente (donador) cuando realiza acciones que benefician a otros individuos (receptores) a un costo para sí mismo. Los costos y beneficios se miden en términos de éxito reproductivo. Así, es muy probable que un individuo altruista reduzca el número de crías que potencialmente es capaz de producir, pero que aumente el número que otros individuos emparentados

puedan producir (Fitness inclusivo; William D. Hamilton -1936/2000-, Precursor de la sociobiología). En este tipo de comportamiento la selección de grupo opera sobre el fitness de las interacciones sociales del grupo (por ejemplo, acciones inter-individuales que afectan al grupo, tales como avisos de alarma, división de tareas, etc.). Cuando estas interacciones constituyen una característica ventajosa para el grupo (como una unidad de selección), en una situación de competencia entre grupos, los genes que las promueven serán favorecidos. Estos genes otorgan al grupo superioridad sobre otros grupos, y la selección, aun cuando continúe avanzando en el nivel individual, procederá a nivel de grupo.

- ✓ **Defensa del territorio y resolución de conflictos:** La comunicación de determinadas información puede permitir que las disputas sobre la intención de adquirir un territorio o de defender el que ya se posee, se resuelvan sin la necesidad de luchas directas que podrían afectar la sobrevivencia de los potenciales contrincantes. Así, a través de gestos, vocalizaciones, exhibiciones de amenazas, etc. los oponentes realizan una proclama de su capacidad y disposición para luchar de manera relativamente honesta. Esta comunicación permite que ambas partes se evalúen unas a otras, y tomen las decisiones pertinentes (abandonar el intento o no). La agresión territorial es considerada como una manifestación de competencia por recursos (alimento, refugio, sitio de nidificación, pareja reproductiva), que conduce a la exclusión de otros individuos de un espacio físico determinado; de esta manera, la territorialidad mediada a través de conductas agresivas, actuaría como un instrumento para el mantenimiento de la prioridad sobre el uso de un recurso. Los límites territoriales son mantenidos principalmente a través del despliegue de conductas agresivas, o de amenazas y/o advertencias, que eviten la

posible utilización del recurso defendido por parte de intrusos (Figura 1.4).

- ✓ **Jerarquía de dominancia:** las marcas de olor dejadas por los individuos dominantes son un medio adecuado por el cual estos animales adquieren y/o mantienen prioridad sobre el acceso a un determinado recurso, mantienen su relación jerárquica relativa, y/o, atraen pareja. Las marcas de olor pueden implicar el roce sobre un sustrato de la región ano-genital, o de otras zonas del cuerpo que contengan glándulas odoríferas especializadas, o la deposición de orina, constituyendo esta última una medida confiable de la condición social de los individuos durante el encuentro de potenciales competidores.

- ✓ **Coordinación de actividades grupales:** En las especies sociales, la comunicación es clave para coordinar las actividades del grupo, tales como la adquisición y defensa de alimentos, mantenimiento de la cohesión del grupo, desplazamiento de la ubicación espacial del grupo, emigraciones, etc. / **Ubicación de comida:** En muchas especies los individuos de la población que encuentran alimento emiten señales sonoras específicas que advierten a sus coespecíficos de su presencia, En algunas especies de aves, aquellos individuos que localizan una fuente de alimento realizan vuelos especiales que indican su ubicación.



Figura 1.4: León (*Panthera leo*) rugiendo como comunicación de defensa territorial. Imagen sin restricción registradas en el dominio público según Licencias de: CC0 Creative Commons, extraídas de <https://pixabay.com/es/le%C3%B3n-depredador-big-cat-gato-1605295/>

1.4- SEÑALES DE COMUNICACIÓN

En función de las distintas consideraciones del concepto biológico de comunicación en un contexto adaptativo, en su tesis Doctoral, Cabido Quintas (2009) presenta, entre otras, las siguientes definiciones de diferentes tipos de señales:

- ✓ Señal verdadera: Un acto o estructura que altera el comportamiento de otro organismo (respuesta) y que ha evolucionado para ese propósito, siendo efectiva porque la respuesta del receptor también ha evolucionado (Bradbury y Vehrencamp 1998; Maynard-Smith y Harper 2003).

- ✓ Índice o señal basada en el rendimiento: Una señal cuya intensidad está causalmente relacionada con la cualidad señalada que no puede ser falseada (Maynard-Smith y Harper 2003).
- ✓ Handicap, señal zahaviana o estratégica: En contraposición a la anterior, se trata de una señal cuya fiabilidad es asegurada debido a que su coste es mayor que los requeridos solamente por cuestiones de eficacia. Son señales costosas de producir o con consecuencias costosas (Zahavi 1975).
- ✓ Coste: Coste de eficacia: Coste necesario para asegurar que la información se transmite eficazmente (Guilford y Dawkins 1991, 1993); Coste estratégico: Coste necesario, a través del principio del handicap (Zahavi 1975), para asegurar la honestidad de la señal (Grafen 1990).

Para permitir una adecuada comunicación:

- ✓ la señal debe ser percibida por el receptor a pesar de la posible atenuación o la degradación de la misma causada por su transmisión a través del medio ambiente.
- ✓ el receptor debe discriminar entre las variantes de la señal transmitida e inferir su significado según corresponda.
- ✓ la transmisión de la señal dependerá de la modalidad sensorial utilizada.

Las señales son honestas cuando:

- El emisor está estrechamente relacionado con el receptor.
- La producción de señal es condición dependiente, es decir, los costos de señalización solo pueden ser asumidos por algunos individuos de la población.
- La producción de señales se encuentra limitada.

Los animales utilizan una gran variedad de canales sensoriales o modalidades de señales para la comunicación.

1.5- TIPOS DE SEÑALES

1.5.1- Señales visuales:

Las señales visuales son muy efectivas en aquellas especies con actividad diurna. Mientras que algunas señales visuales se mantienen en algunos individuos de la población durante un periodo prolongado, “anuncios permanentes”, alternativamente otras señales visuales son producidas activamente por un individuo, o un sexo, solo bajo determinadas condiciones (Figura 1.5 y 1.6). De este modo, las señales visuales pueden ser momentáneas (erección del pelaje), cíclicas o estacionales (mayor coloración y/o brillo de ciertas partes del cuerpo) (Figura 1.5 y 1.6), o permanentes (a partir de una determinada etapa del ciclo de vida del animal, y generalmente asociado a un sexo, tal como la espalda plateada de los machos gorilas al alcanzar su madurez sexual).

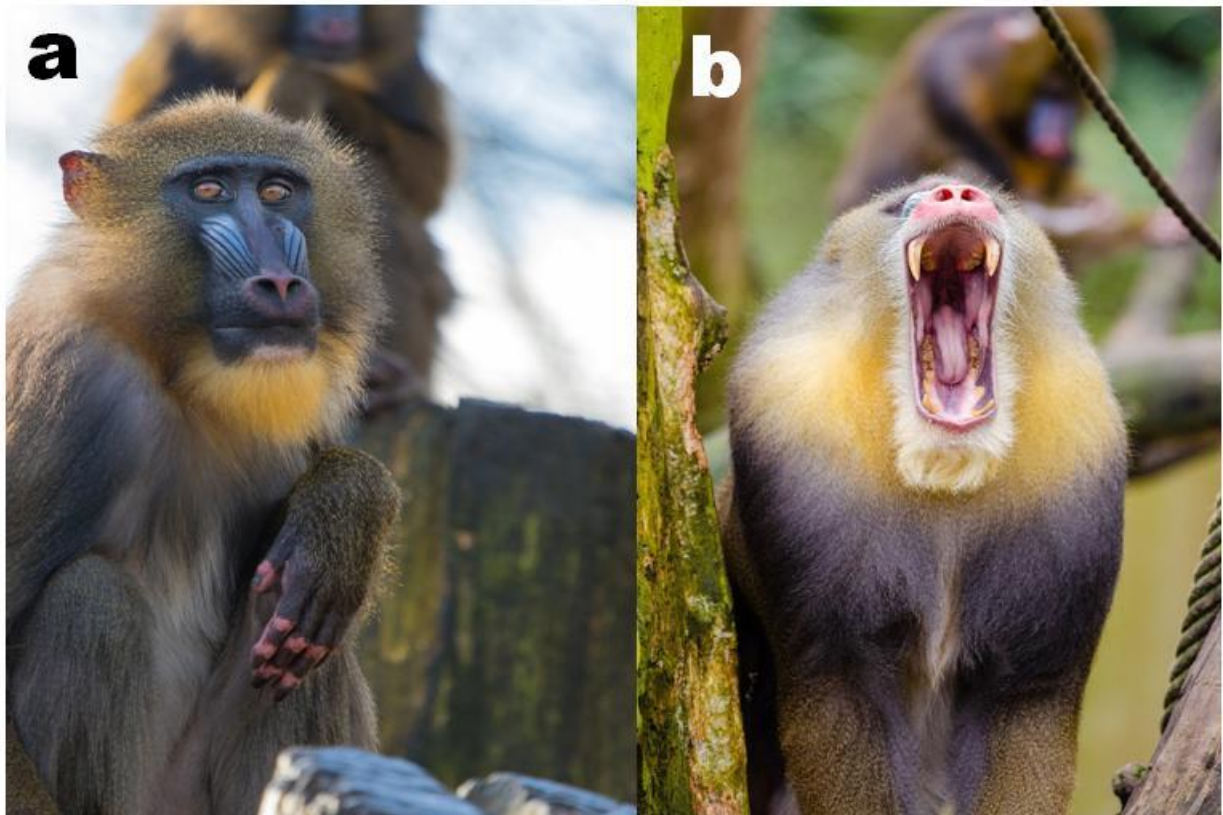


Figura 1.5: Macho de mandril, *Mandrillus sphinx* (especie de primate catarrino de la familia Cercopithecidae), en el que se observa: a) el hocico con color azul intenso y con profundas estrías que lo recorren a ambos lados, destacándose respecto al pelaje del rostro ; esta coloración más intensa respecto a la de las hembras, la exhiben solo los machos al alcanzar la madurez sexual y se intensifica cuando los individuos se excitan sexualmente. b) tamaño corporal y la exhibición de los dientes I que interviene en la atracción de hembras,. Además de estas señales visuales, durante el cortejo los machos emiten sonidos vocalizando ligeramente. Imágenes sin restricciones registradas en el dominio público según Licencias de: CC0 Creative Commons, extraídas de <https://pixabay.com/es/mandril-primate-mono-1797827/>, y <https://pixabay.com/es/mandril-auullando-retrato-colorido-1780903/>

Este tipo de señal pone en evidencia atributos visuales propios del individuo, tales como colores o ornamentaciones (ornamentas), o elementos elaborados u obtenidos por el emisor (construcciones, regalos, etc.).

Las señales visuales individuales generalmente se exhiben en determinadas partes del cuerpo de un animal, dependiendo tanto de la anatomía individual como del entorno. Por ejemplo, algunas especies de reptiles y aves disponen de partes del cuerpo que pueden hincharse (en las cobras, familia Elapidae, el despliegue de la "capucha" en la zona de la cabeza cuando están irritadas o en peligro; en machos de urogallos de las artemisas o gallo de salvia, *Centrocercus urophasianus*, la hinchazón de los sacos aéreos del pecho en época de cortejo), o vibrar (en la serpiente cascabel, *Crotalus*, cuyo cascabel ubicado en el extremo de la cola y formado por una serie de anillos córneos vibra emitiendo un sonido de aviso de su presencia). Los animales de hábitos terrestres generalmente presentan las señales visuales en su cabeza y el rostro. Los peces, en cambio, las presentan en las branquias y en las aletas.

Las señales visuales tienen algunas limitaciones, pues para ser vistas requieren de la presencia de luz y la ausencia de obstáculos que impidan la visión. Una excepción es la señal de la luciérnaga (Orden Coleóptera, Familia Lampyridae), que genera su propia luz en la oscuridad, esta capacidad de emitir luz se denomina bioluminiscencia

La comunicación visual se realiza a partir de señales tales como: expresiones faciales, posturas corporales, coloración, objetos, formas y exhibiciones de caracteres morfológicos, tal como la cola en forma de abanico del macho del pavo real, etc. (Figura 1.7 a y b). La comunicación visual es utilizada por casi todos los animales, aunque aquellos que disponen de una visión limitada como los murciélagos por ejemplo, no dependen principalmente de este sentido.



Figura 1.6: Macho de urogallo (*Centrocercus urophasianus*), de perfil (izquierda) y de frente (derecha), durante la época de apareamiento. Se distinguen tres claras señales visuales: cola extendida en forma de abanico erizado, cuello hinchado, y sacos aéreos pectorales hinchados y destacados sobre el plumaje blanco del pecho. Además de estas señales visuales, los machos emiten unos sonidos profundos y burbujeantes que contribuyen a la atracción de las hembras. Imágenes sin restricciones registradas en el dominio público según Licencias de: CC0 Creative Commons, extraídas de <https://pixabay.com/es/m%C3%A1s-sage-grouse-ave-936693/>, <https://pixabay.com/es/m%C3%A1s-sage-grouse-ave-936696/>.

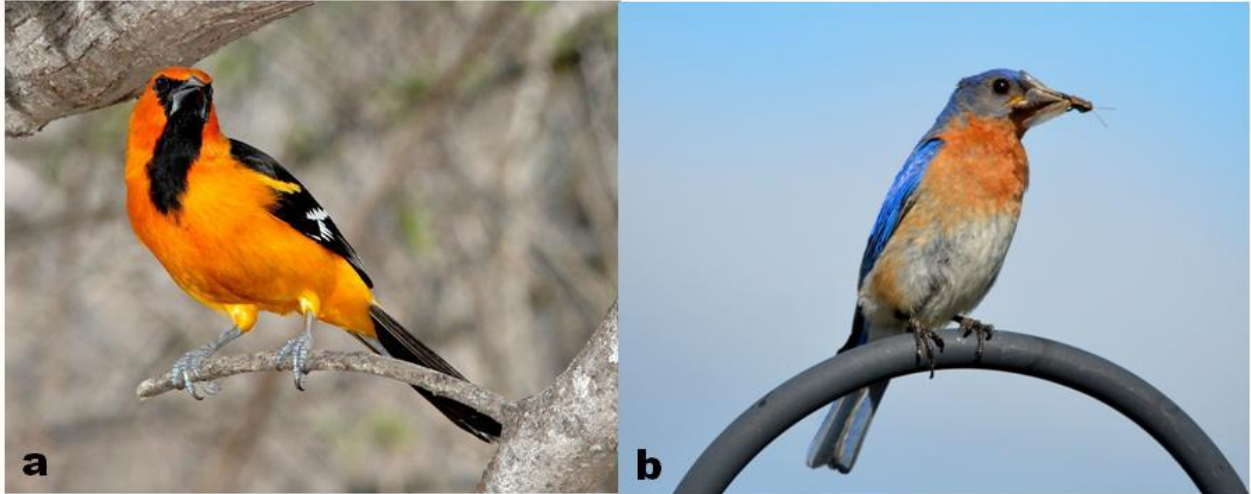


Figura 1.7: **a)** Macho de Bolsero de Altamira, *Icterus gularis*, con plumaje negro, en fuerte contraste con zonas amarillas, naranjas o rojas. Esta especie presenta dimorfismo sexual, siendo las hembras de menor tamaño y con plumaje homogéneo de tonos pardos; **b)** Macho de Eastern bluebird, *Sialia sialis*, sujetando un insecto en su pico como oferta de alimento a su pareja potencial como una estrategia de inicio y mantenimiento del vínculo de la pareja, hasta el momento de anidación. Imágenes sin restricciones registradas en el dominio público según Licencias de: CC0 Creative Commons, extraídas de <https://pixabay.com/es/bolsero-de-altamira-ave-sentado-1653173/> y <https://pixabay.com/es/blue-bird-ave-naturaleza-1123355/>

1.5.2- Señales auditivas:

La comunicación acústica también es muy frecuente en las especies, probablemente porque las ondas sonoras pueden adecuarse a una amplia variedad de condiciones ambientales y situaciones de comportamiento. Los sonidos pueden variar sustancialmente en amplitud, duración y estructura de frecuencia, lo que afecta la distancia que recorre el sonido en el entorno y la facilidad con la que el receptor puede localizar la posición del emisor.

Las señales sonoras se transmiten fácilmente a través de la oscuridad, niebla, agua, etc, además pueden llegar mucho más lejos que las señales visuales. Son utilizadas principalmente por insectos, aves y mamíferos marinos. Las hembras y machos responden diferencialmente al volumen, tono, ritmo, duración y frecuencia del

sonido. Como con otras formas de comunicación, los mensajes auditivos se vuelven significativos para los animales cuando son detectados por los receptores y luego procesados por el cerebro. Los animales pueden responder a los mensajes auditivos ya sea acercándose a la fuente de un mensaje o alejándose de ella. Las señales sonoras pueden transmitir información muy diversa: señal de advertencia, peligro, tranquilidad (ausencia de peligro), reclamo de apareamiento, evitación sexual, búsqueda y/o localización, reclamo de alimento, etc.

Como se mencionó anteriormente, las señales sonoras se transmiten fácilmente a través de la atmósfera diáfana, oscuridad, la niebla, el agua, el suelo, etc, y pueden llegar mucho más lejos que las señales visuales; son utilizadas principalmente por aves, insectos y mamíferos marinos. Las hembras y machos tienen en cuenta el caudal de producción del sonido, el tono, la duración y /o frecuencia, y el repertorio del mismo.

Como con otras formas de comunicación, los mensajes auditivos se vuelven significativos para los animales cuando son detectados por los receptores y luego procesados por el cerebro. Los animales pueden responder a los mensajes auditivos ya sea acercándose a la fuente de un mensaje o alejándose de ella.

Así, la comunicación auditiva es el sonido que produce un animal, sin o con la intervención de un objeto con el cual interactúa. Por ejemplo, los machos de caimán americano (*Alligator mississippiensis*), usan una combinación de sonidos y despliegues o exhibiciones comportamentales para llamar la atención de potenciales parejas de apareamiento: rugidos o gruñidos de tonos profundos, golpeteo de cabeza contra el agua, contacto rostral con la hembra, empujones, y contacto próximo con ella. Por otro lado, los machos de la golondrina común, o de los graneros, (*Hirundo rustica*) atraen a las hembras al lugar de nidificación a través de vuelos en círculos y un canto sonoro; también las atraen desplegando sus alas y cola, ya que las hembras se sienten particularmente atraídas hacia los machos con alas y colas con manchas simétricas de plumas blancas. (Figura 1.8 a y b).



Figura 1.8: **a)** Macho de cocodrilo americano (*Alligator mississippiensis*) realizar vocalizaciones específicas para atraer hembras receptivas; **b)** Macho de golondrina común o de los graneros (*Hirundo rustica*); en esta especie los machos arriban a las áreas de reproducción antes que las hembras y escogen un sitio para el nido, el cual es anunciado a las hembras con vuelos en círculos y un fuerte canto; también las atraen desplegando sus alas y cola, ya que las hembras se sienten particularmente atraídas hacia los machos con alas y colas con manchas simétricas de plumas blancas. Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencias de: CC0 Creative Commons, extraídas de: <https://pixabay.com/es/alig%C3%A1tor-americano-la-cabeza-614438/> y de https://commons.wikimedia.org/wiki/Commons:Reusing_content_outside_Wikimedia; Image credit: *Barn swallow (Hirundo rustica rustica) singing* by Charles J. Sharp, CC BY-SA 4.0

Otro ejemplo de comunicación animal a través de señales auditivas lo componen los grupos sociales de monos cercopitecos Vervet (*Chlorocebus aethiops*) que presentan miembros que profieren gritos de alarma al percibir depredadores. Estos grupos tendrán una mayor probabilidad de sobrevivir que los grupos que no los poseen.

En el **Recuadro 1.1** se presenta el mecanismo evolutivo del comportamiento altruista consistente en el grito de alarma.

Recuadro 1.1: La mayoría de los procesos selectivos actúan a nivel del organismo individual (Darwin 1859; Hamilton 1964; Williams 1966; Maynard Smith 1972, 1982; Wilson 1975, 2009; Maynard-Smith y Harper 2003). Desde el punto de vista de la selección natural actuando a nivel de individuo, se espera que los animales se comporten de manera tal de aumentar su propia oportunidad de reproducirse y sobrevivir: aquellos individuos que poseen rasgos favorables tienen mayor probabilidad de transmitir sus genes a la generación siguiente. Sin embargo, existen procesos evolutivos similares en distintos niveles de la jerarquía biológica, de modo tal que la selección natural perpetúa rasgos que no favorecen a un individuo sino a un grupo (Hamilton 1964; Wilson 1975, 2009). Por ejemplo, en las manadas de rumiantes, como las de la cabra montés de la península ibérica (*Capra pyrenaica victoriae*), en las cuales hay individuos que restringen su alimentación, tienen una mayor probabilidad de sobrevivir que las manadas que agotan rápidamente un recurso esencial. No obstante, el uso prudente de los recursos llevado a cabo por algunos individuos beneficia a todos los miembros del grupo, incluso a los "tramposos" que consumen más que el resto. Desde el punto de vista de la selección natural actuando estrictamente a nivel de individuo, los genes asociados al comportamiento "tramposo" se esparcirían por el grupo, y la tendencia al uso cooperativo de los recursos disminuiría a lo largo de las generaciones. A este fenómeno Dawkins (1976) lo denomino la "subversión desde dentro", y propuso que la selección natural que produce adaptación a un nivel (individuo) causa problemas en el nivel superior (manada) (ejemplo de altruistas vs egoístas). De esta manera, y retomando el ejemplo de los individuos de *Chlorocebus aethiops* que profieren gritos de alarma al percibir depredadores, aquellos que no den el grito de alarma reducen la probabilidad de ser detectados por depredadores, y además se benefician del grito de alarma que profieren los otros. En biología evolutiva se dice que un organismo se comporta altruísticamente (donador) cuando realiza acciones que benefician a otros individuos (receptores) aún a un gran costo para sí mismo; al comportarse altruísticamente un individuo reduce su propio fitness, quedando en desventaja selectiva en relación a otro egoísta. Así, desde el punto de vista de la selección natural actuando a nivel individual, el comportamiento altruista es

desventajoso (selección dentro del grupo: los altruistas estarán en desventaja selectiva en relación a sus co-específicos egoístas).

Entonces, ¿cómo evolucionó el comportamiento de grito de alarma?, ¿por qué no fue eliminado dicho comportamiento de la población por medio de la selección natural? La respuesta consiste en que, si el altruismo es ventajoso para el grupo, aquel que contenga altruistas tendrá ventaja de supervivencia sobre otro grupo compuesto totalmente por individuos egoístas (selección entre grupos: el fitness del grupo como un todo, aumentará gracias a la presencia de altruistas; los grupos compuestos por individuos egoístas se extinguirán). Una hipótesis para la evolución de este comportamiento es la del **fitness inclusivo**. El fitness inclusivo es un concepto que acuñó el biólogo William D. Hamilton en 1964, precursor de la sociobiología, y que permite explicar algunos comportamientos sociales relacionados con el altruismo: en pocas palabras, el fitness inclusivo supone que, en ocasiones, ayudar a individuos emparentados genéticamente es una manera de ayudar a la difusión de los propios genes. Debido a que los costos y beneficios se miden en términos de éxito reproductivo, es muy probable que un individuo altruista reduzca el número de crías que potencialmente es capaz de producir, pero que aumente el número de descendientes que otros individuos emparentados puedan producir (desde el punto de vista del fitness inclusivo, un individuo “vale” el equivalente a un hermano, a sus dos padres, a ocho primos hermanos, etc.). Así, el fitness inclusivo permite reconciliar el comportamiento social altruista con el hecho de considerar como la unidad de la selección natural al individuo y no al grupo. Otra hipótesis explicativa de la selección natural actuando a nivel de grupo, fue propuesta por Hölldobler y Wilson (1994) y Wilson (2009). Estos autores propusieron que la selección de grupo opera sobre el **fitness de las interacciones sociales** en el grupo (acciones inter-individuales que afectan al grupo, como comunicación, división de tareas, etc.). Según Wilson y Sober (1994), Sober y Wilson (1998) y Wilson y Wilson (2007), cuando estas interacciones constituyen una característica ventajosa para el grupo, en una situación de competencia entre grupos, los genes que las promueven serán favorecidos. Estos genes otorgan al grupo superioridad sobre otros grupos, y la

selección, aun cuando continúe avanzando en el nivel individual. procederá a nivel de grupo.

1.5.3- Señales táctiles:

Las señales táctiles, en las cuales el contacto físico ocurre entre el emisor y el receptor, solo pueden transmitirse a distancias muy cortas. En especies sociales, la comunicación táctil es fundamental para originar y afianzar relaciones interindividuales.

El acicalamiento es la forma más frecuente y efectiva de comunicación táctil en especies con una fuerte estructura social que conduce al mantenimiento de relaciones interindividuales no asociadas a la reproducción, al afianzamiento de los vínculos de pareja reproductiva, etc. El contacto físico está limitado en su capacidad para comunicarse porque es extremadamente de corto alcance. Muchos invertebrados utilizan sus antenas como instrumento de contacto con los objetos y organismos. El uso más común de comunicación táctil se produce durante la cópula. En muchas especies de invertebrados y vertebrados, la estimulación táctil por parte del macho a menudo estimula a la hembra, aumentando sus probabilidades de fecundarla (Figura 1.9).



Figura 1.9: Macho del escarabajo verde, *Cotinis nitida*, del sureste de los Estados Unidos de América, frotando sus patas sobre los élitros de la hembra durante el apareamiento como mecanismo de estimulación sexual. Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencias de: CC0 Creative Commons, extraídas de: <https://pixabay.com/es/insecto-escarabajo-de-la-escarabajo-977191/>

Por ejemplo, los machos del escarabajo castaño, *Tribolium castaneum*, mientras copulan estimulan a la hembra frotando sus patas sobre sus alas, conduciendo al aumento del número de huevos puestos; en otras especies de coleópteros, durante la cópula los machos estimulan una serie de centros nerviosos de la hembra a través de la frotación con su órgano copulador, patas, o antenas, conduciendo a que los espermatozoides obtenidos de cópulas anteriores se desplacen y solo permanezcan los propios. Por otra parte, en vertebrados, los machos del acentor común, *Prunella modularis* (un passeriforme de la familia Prunellidae) aseguran su paternidad picoteando la cloaca de la hembra antes de la cópula, y así estimular la expulsión de espermatozoides de machos rivales; en felinos, los machos provocan una estimulación dolorosa durante la cópula a través de las espículas de su glándula, conduciendo a una mayor liberación de óvulos maduros.

1.5.4- Señales eléctricas:

La comunicación a través de la señalización eléctrica es un modo frecuente en especies acuáticas.

A lo largo de la evolución, dos grupos de peces “eléctricos”, uno endémico de África (Orden Osteoglossiformes, Familia Mormyridae), y otro en Sudamérica (Orden Gymnotiformes, Familia Gymnotidae), han desarrollado de forma independiente sistemas de comunicación a través de órganos electroreceptores y electroemisores. Las descargas eléctricas son a menudo pulsátiles y con valores de descarga electromagnética muy variables (entre 130 y 500 Hz). Las especies pertenecientes a la Familia Mormyridae son muy sociables y presentan la capacidad de producir y analizar

débiles campos eléctricos que les son útiles para orientarse, encontrar comida y comunicarse entre coespecíficos; estos campos eléctricos les permiten ubicar objetos y reaccionar ante otros animales en aguas turbias, o de reducida transparencia, donde su visión se ve afectada por la presencia de materia orgánica y sólidos en suspensión (Hollmann et al. 2008; Pusch et al. 2008; von der Emde et al. 2008). Así, estos campos eléctricos proveen a estos peces un sistema sensorial especializado de comunicación y orientación (Lavoué et al. 2008). Con respecto a los Gymnotiformes, cuya especie más conocida es la anguila eléctrica (*Electrophorus electricus*), son de hábitos nocturnos y también poseen órganos especializados capaces de generar un campo eléctrico (Crampton y Albert 2006). La capacidad de estos dos grupos de peces teleósteos de producir, analizar e interpretar la información de campos eléctricos a través de órganos especializados, derivados de células musculares o nerviosas, es un ejemplo de evolución convergente en forma y función, especialmente respecto al aparato sensorial para detectar y procesar señales eléctricas que involucren procesos de electrocomunicación y electrolocalización (Granado Lorenzo 2000; Sullivan et al. 2000; Lavoué et al. 2003).

1.5.5- Señales químicas: feromonas

En comparación con las modalidades visuales, acústicas y táctiles, las señales químicas viajan mucho más lentamente a través del medio ambiente ya que deben difundirse desde la fuente de producción puntual hasta el área de captación del receptor. Sin embargo, estas señales pueden transmitirse a largas distancias y desvanecerse lentamente una vez producidas.

En insectos, la comunicación química a través de feromonas sexuales, de reconocimiento y de alarma, cumplen un rol primordial en la transmisión de información, especialmente en especies sociales. Por ejemplo, las feromonas de alarma son las señales químicas que uno o varios individuos emiten cuando son perturbados por un intruso. En general, inducen un comportamiento de dispersión que se manifiesta por un rápido movimiento de huida del lugar donde han sido perturbados

(Guerrero 1988). Son, en general, de corta duración y los individuos dispersados se reagrupan posteriormente utilizando feromonas de agregación. Se han detectado feromonas de alarma en artrópodos pre-sociales, como pulgones, ácaros y hemípteros, así como en insectos sociales. El papel de las feromonas de alarma, producidas por diversas glándulas en insectos sociales, o circunstancialmente agrupados, es sutil y siempre se encuentra fuertemente ajustado a las circunstancias; por ejemplo, las feromonas de alarma pueden actuar como inhibidores del comportamiento social cuando son emitidas en un determinado contexto (Guerrero 1988). En otras ocasiones, especialmente en hormigas, las feromonas de alarma pueden inducir el enterramiento de miembros de la colonia o grupo social (McGurk et al. 1966).

Por otra parte, las feromonas de pista son compuestos emitidos por algunas especies de insectos con el fin de localizar individuos coespecíficos, utilizar fuentes alimenticias de manera eficiente, o mantener la integridad o cohesión del grupo durante la migración de las colonias (Figura 1.10). En todos estos casos los individuos se orientan gracias a una señal química invisible liberada por uno o más insectos conspecíficos (Guerrero 1988). Las feromonas de pista terrestres son aquéllas en que la emisión tiene lugar en líneas continuas o intermitentes sobre un sustrato sólido. Por el contrario, las feromonas de pista aéreas (feromonas sexuales y de agregación), son liberadas al aire desde un punto fijo y su área de acción queda delimitada por los desplazamientos o corrientes del medio en sus tres dimensiones (Guerrero 1988). En todos los casos, la persistencia de las feromonas de pista depende de la volatilidad de los componentes feromonales, la cantidad de compuesto depositado, el grado de continuidad en la deposición, la naturaleza del sustrato, etc.



Figura 1.10: A través de señales químicas las hormigas pertenecientes a especies sociales, son capaces de diferenciar no solamente a individuos de otras especies, sino también a coespecíficos pertenecientes a otra colonia, o nido, de este modo, el reconocimiento a través de feromonas puede desencadenar comportamientos de cohesión como fuertemente agresivos. Imagen sin restricción registradas en el dominio público según Licencias de: CC0 Creative Commons, extraídas de: <https://pixabay.com/es/macro-insectos-hormigas-recolectoras-2896149/>

Muchas feromonas son multifuncionales; una determinada feromona o complejo feromonal puede jugar un papel decisivo en una variedad de comportamientos sociales. Por ejemplo, la feromona de alarma de la hormiga *Pogonomyrmex badius*, no sólo estimula la atracción de sus congéneres a bajas concentraciones, sino que puede llegar a comunicarles un comportamiento agresivo cuando se emite en concentraciones superiores a un cierto umbral (Wilson 1971).

Según Guerrero (1988), el papel de las feromonas multifuncionales está regulado por una variedad de factores; entre ellos, algunos factores que pueden afectar la respuesta comportamental de los individuos son: *i)* la situación del individuo receptor respecto al resto de la colonia o grupo social; *ii)* el comportamiento del individuo en el

momento de percibir la feromona; *iii*) el momento del día; *iv*) la interacción de la respuesta feromonal con otros estímulos sensoriales. Además, la edad, el estado fisiológico o sexo del individuo también pueden regular el tipo de respuesta que la misma feromona puede estimular.

CAPÍTULO 2

CONFLICTO SEXUAL

Prólogo

Procedo de una generación que resumía las máximas de la vida en forma de refranes, los cuales se transmitían de una generación a otra con la esperanza que, al menos aquellos preceptos encerrados en ellos, lograran asentarse en la conciencia de los futuros adultos. Al caso me vienen a la memoria algunos referidos a la ambición, tales como "El que mucho abarca poco aprieta", "Quien todo lo quiere, todo lo pierde", y sus versiones más prosaicas tales como, "no todo se puede en la vida", o "no se puede tener el chanco, los veinte y la máquina de hacer chorizos". Fuera cual fuese el aplicado en la ocasión, a uno finalmente le quedaba la idea de que quien intentase hacerse con todo, con suerte se quedaba con un poco de poco, o en el peor de los casos, con nada de nada; lo cual daba lugar a la concepción de que en "saber elegir" entre "todo lo posible" radicaba la clave del

éxito. Ahora bien, saber discernir entre varias opciones no es "moco de pavo", sino una acción de gran trascendencia.

Focalizados finalmente en especies de animales vertebrados no humanos, podemos observar que los individuos toman decisiones continuamente. Es muy importante mencionar que en ellas, esto no representa una acción "consciente" en el sentido que alcanza este término en nuestra especie (en la cual la toma de decisiones implica acciones racionales, voluntarias e intencionales a través de un proceso psíquico inobservable de deliberación y decisión), y las consecuencias de optar por una opción modesta, o por el contrario, por otra más ambiciosa que suponga "poner huevos en la mayor cantidad posible de canastas", serán evaluadas a través de la selección natural o la selección sexual.

Por ejemplo, un macho que "decida" ser a la vez un buen competidor con otros individuos coespecíficos de su mismo sexo, alcanzar y mantener una alta jerarquía de dominancia, proteger a su/s pareja/s reproductiva/s, ejercer un esmerado cuidado parental de sus crías, y producir la mayor cantidad posible de descendientes, difícilmente obtenga un buen resultado en el marco de la selección sexual. Por el contrario, en términos de costos y beneficios, esta estrategia de "abarcarlo todo", o de "poner los huevos en diferentes y variadas canastas", resultará

muy costosa en relación a los beneficios obtenidos, ya que la energía invertida en las tres primeras "decisiones" hará mermar la cantidad de descendientes producidos que a su vez lleguen a reproducirse. Ahora, ¿cómo poner a prueba lo recién dicho? Una opción sería estudiar en las generaciones siguientes la proporción de machos en la población que presenten este comportamiento "multi-abarcativo".....y lo más probable sería que la proporción hallada fuera muy reducida en relación a la proporción de machos que hubiesen optado por "decisiones" más modestas.

Y así llegamos al momento en el cual la "toma de decisiones" representa para el individuo un serio conflicto. Siguiendo con el ejemplo, el macho se enfrentará a "decidir" entre afrontar los costos de alcanzar y mantener una alta jerarquía de dominancia, o aquellos relacionados con el ejercicio del cuidado paternal, porque, y como dijera la escritora canadiense Lucy Montgomery (1874-1942), "todo tiene un precio....".

Ahora bien, ¿cuál constituirá la "mejor decisión"? Esta será aquella que incremente tanto su probabilidad de sobrevivir como de reproducirse (selección natural), o la que aumente su éxito reproductivo aun a expensas de su probabilidad de sobrevivir (selección sexual), respecto a aquellos machos que "optaron" por otra decisión diferente. Entonces, teniendo en cuenta los costos

invertidos y los beneficios obtenidos por los machos de una población, el aumento de la frecuencia de individuos que tomaran la "mejor decisión" evidenciará que esta ha resultado en una estrategia adaptativa para ese sexo.

Continuando con el ejemplo, en una población en la cual los recursos necesarios para la crianza óptima de las crías por parte de la madre sean abundantes y se encuentren homogéneamente distribuidos, aquel macho que invirtiera en cuidado parental "descuidaría" su propio éxito reproductivo sin necesidad, ya que, no aprovecharía las oportunidades para lograr nuevos apareamientos con otras hembras de la población,o sea, el excesivo e innecesario gasto de inversión paternal no aumentaría el número de sus descendientes, y en consecuencia, difícilmente este comportamiento se vería extendido en la población de machos.

De esta manera, el conflicto sexual es la fuerza conductora de la evolución de las estrategias y los sistemas de apareamiento de las poblaciones.

2.1- DIFERENTES INTERPRETACIONES DE LOS ROLES SEXUALES

Son pocos los que no hayan visto alguna vez algún largometraje animado producido por la Compañía Walt Disney, tales como “La dama y el vagabundo” (1955), “La noche de las narices frías” (1961) y “Los aristogatos” (1970), entre otros, en los cuales la historia de amor presentaba hembras cuyo principal interés era el cuidado de sus crías, y machos protectores y fieles, que velaban continuamente por el bienestar de su familia (**Figura 2.1**).

Anteriormente, los roles sexuales convencionales implicaban hembras protectoras y cuidadosas de sus crías y machos fuertemente competitivos por el acceso a las hembras. Esto proporcionaba una visión de los apareamientos como una contribución homogénea y cooperativa de los dos progenitores, cuyas estrategias reproductivas eran mutuamente beneficiosas; además, ignoraba los intereses de las hembras, ya que se les atribuía una naturaleza pacífica y un rol pasivo, y cuyo único interés era la adquisición de recursos para ellas y sus crías (Darwin 1871; Huxley 1938) (**Figura 2.2**).

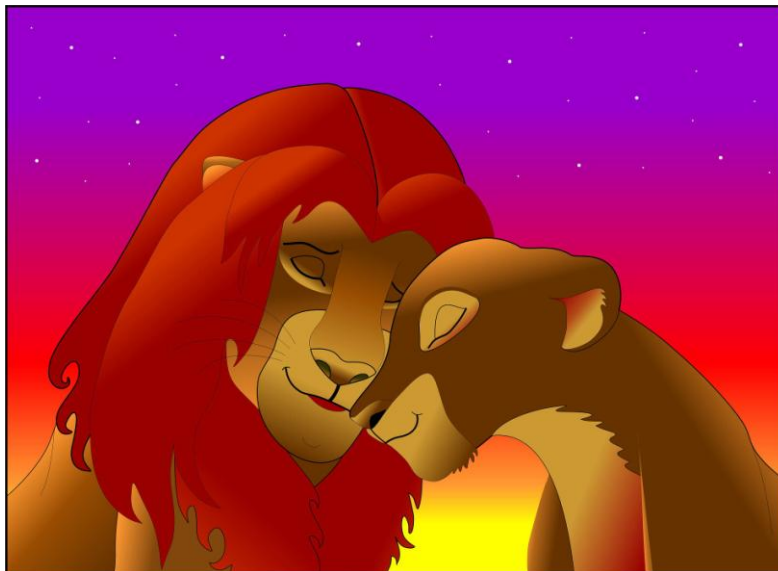


Figura 2.1: Imagen de la película animada, “El rey león II”, producida por Walt Disney Feature Animation y distribuida por Walt Disney Pictures. Imagen sin restricción registrada en el dominio

público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; extraída de <https://pixabay.com/es/león-leona-el-rey-león-walt-disney-2083279/pixabay.com>.



Figura 2.2: Imágenes que representan la visión preponderante hasta el año 1990, en la cual se interpretaban los apareamientos como una contribución homogénea y cooperativa de los dos progenitores, cuyas estrategias reproductivas eran mutuamente beneficiosas. Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencias Creative Commons/Creative Commons CC0. Wikipedia. Free for commercial use. No attribution required; extraídas de pixabay.com. <https://pixabay.com/es/las-aves-corazón-pluma-aves-2417167/> <https://pixabay.com/es/pingüino-familia-agua-de-aves-1897057/>

Sin embargo, en las especies de animales silvestre estos roles sexuales son muy difíciles de encontrar; en ellas no se observa que las estrategias reproductivas de machos y hembras sean mutuamente beneficiosas, y que partan de un acuerdo inicial que implique que cada progenitor invierta un porcentaje idéntico en la producción de la prole (**Figura 2.3**). Así, pese a lo idílico de esas imágenes cinematográficas, debido a que en la naturaleza los apareamientos no implican una contribución homogénea y cooperativa de los dos progenitores, esa visión general debe ser abandonada.



Figura 2.3: Conflicto de los roles sexuales: en la naturaleza no existe un acuerdo inicial en el cual cada progenitor invierte un 50% en la producción de la progenie (*en cada cría producida*). En la imagen de la izquierda se observan dos machos de ciervo europeo, o ciervo común (*Cervus elaphus*), invirtiendo su energía en la competencia intrasexual por lograr apareamientos. En la imagen derecha se muestra una hembra de la misma especie, invirtiendo en la alimentación y cuidado de sus crías, luego de haber invertido en la preñez. Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; extraídas de <https://pixabay.com/es/ciervos-dólares-la-vida-silvestre-940500/>, <https://pixabay.com/es/capreolus-capreolus-kitz-silvestres-2549613/>

En la década del 70 surgen discusiones sobre las diferencias en los intereses evolutivos entre los sexos (Trivers 1972; Dawkins 1976; Dawkins y Krebs 1979; Parker 1979), y recién a partir de 1990 las investigaciones sobre el conflicto sexual existente entre machos y hembras reciben una atención significativa. El rol sexual convencional de las hembras, que les atribuía una indiferencia total por sus propios intereses al mismo tiempo que cumplían la función primordial de proteger y cuidar a sus crías, se modifica al de la visión de las hembras como activas participantes en las interacciones sexuales.

Especialmente, desde Parker (1979), los biólogos evolucionistas han identificado numerosos conflictos sexuales sobre patrones de apareamiento, cuidado de los padres e historia de vida (Arnqvist y Rowe 2005).

El conflicto sexual es un conflicto entre los intereses evolutivos de los individuos de los dos sexos. Los sexos pueden tener diferentes rasgos óptimos, pero esto no necesariamente debe implicar que exista un conflicto si este óptimo se puede alcanzar simultáneamente. Por ejemplo, la competencia intrasexual en machos puede conducir a combinaciones de adaptaciones, entre ellas aquellas relacionadas con la búsqueda de pareja, que no afecten necesariamente la aptitud de las hembras (**Figura 2.4**).



Figura 2.4: Machos de cabra salvaje de los Alpes (*Capra ibex*) combatiendo por el acceso a hembras (ejemplo de selección sexual intrasexual). Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0.Wikipedia; Extraída de <https://pixabay.com/en/ibex-male-horned-mammal-nature-2462568/>

El conflicto requiere una interacción entre los machos y las hembras (por ejemplo: lograr apareamientos versus brindar cuidado parental), de modo tal que los resultados óptimos para cada sexo no se puedan lograr simultáneamente (por ejemplo:

brindar cuidado parental a costa de una disminución del número de apareamientos obtenidos) (Clutton-Brock y Parker 1992; Emlen y Wrege 2004).

El conflicto sexual puede ocurrir sobre todas las fases de la reproducción. Comienza con quién buscará a su pareja sexual (Hammerstein y Parker 1982, 1987), quién procederá a rechazar o aceptar a un compañero potencial (Parker 1979) y, a continuación, abarcará cómo ocurre el apareamiento y cómo la transferencia de gametas. Después del apareamiento, puede haber también un conflicto sobre la posibilidad de que se favorezcan o no apareamientos adicionales con otros individuos (Lessells 1999; 2005; Baer et al. 2001; Fromhage y Schneider 2012). Por último, hay conflicto sobre cuántos hijos se producen, cuándo se producen, y respecto a cuánto invierte cada padre en esos descendientes (Lessells y Parker 1999; Lessells 2006). Así, el conflicto sexual se extiende más allá de los rasgos bajo la selección sexual en un sexo, y de las respuestas por parte del otro sexo en función de sus efectos de esos rasgos seleccionados sobre su propio fitness.

El conflicto sexual es un concepto mucho más amplio. A pesar del consenso de que el conflicto sexual surge debido a diferencias genéticas entre potenciales parejas, sus definiciones son una confusa mezcla de declaraciones sobre los costos impuestos a un solo individuo durante un encuentro de apareamiento, diferencias en el fitness promedio entre los sexos (o cambios temporales en la aptitud promedio de uno u otro sexo), o la disminución de la aptitud de la población. Para evitar confusiones y remarcar puntos conceptuales proponemos que: los conflictos de interés evolutivo surgen cuando individuos genéticamente diferentes interactúan y las rutas hacia la maximización del propio fitness difieren; existe un conflicto sexual si una "herramienta" hipotética sin costo permite a algunos individuos del sexo A alterar lo que los individuos del sexo B hacen a un costo para B, de manera tal que los individuos del sexo A que posean la "herramienta libre de costo" sean favorecidos selectivamente sobre aquellos individuos de su mismo sexo que no la posean. Lo más obvio sería que los individuos del sexo B podrían cambiar su comportamiento o morfología al interactuar con

los individuos que tienen la “herramienta gratis”. Por ejemplo, en lugar de que B trate incesantemente de aparearse con A, opta por dejar a A en paz; o B ya no incluye productos químicos en su eyaculación que reducen la probabilidad de sobrevivencia de A. (extraído de Kokko y Jennions 2017).

En general, debido a que las hembras son más discriminantes al momento de elegir pareja reproductiva debido a su mayor inversión parental, en varias especies los machos intentan superar esta resistencia de las hembras a través del cortejo u otras estrategias alternativas (Bateman 1948; Trivers 1972; Williams 1975; Thornhill 1976a,b, 1977, 1979, 1980, 1983; Thornhill y Alcock 1983; Waterman 2007). Así, respecto a las decisiones de apareamiento, las hembras tienen mucho más que perder que los machos y por lo tanto tienden a ser más selectivas que estos (Parker 1983). Según Parker (1979) dada una oportunidad de apareamiento, generalmente los machos se favorecerán si copulan y las hembras se beneficiarán si no lo hacen. Una manifestación extrema de este conflicto es la cópula forzada ejemplificada por los insectos mecópteros del género *Panorpa*. Los machos de varias especies de este género logran acceder a una pareja sexual presentándole a la hembras un regalo nupcial que puede consistir en una secreción salival especial (los machos presentan glándulas salivales mucho más grandes que las de las hembras), o en un insecto muerto. Durante la cópula la hembra se alimenta con este regalo y transforma el alimento en huevos. Sin embargo, puede ocurrir a veces que el macho no ofrezca ningún regalo nupcial y fuerce la cópula sujetando a la hembra por sus alas con un órgano abdominal especial en forma de pinza o abrazadera (Thornhill 1976, 1980). La cópula forzada parece ser un caso de conflicto sexual. La hembra pierde porque no obtiene ningún alimento para sus huevos y debe procurárselo por sí misma, mientras que el macho se beneficia porque se evita el costo de encontrar un regalo nupcial. La fuerza de la selección en los machos que presentan la estrategia de obtener apareamientos a través de la violación debe exceder la fuerza de la selección en hembras para prevenirla (Thornhill 1980, 1983). Así, el conflicto sexual representa un gran potencial para generar procesos selectivos, pero no es en sí mismo el propio proceso selectivo. De este modo, las

presiones selectivas que genera el conflicto sexual pueden convertirse en parte, o modificar, la acción de la selección sexual.

2.2- ORIGEN DEL CONFLICTO SEXUAL

Entre los factores explicativos del conflicto podemos mencionar la anisogamia y la teoría de la inversión parental. El genetista inglés Angus John Bateman (1919–1996) indicó que la varianza en el éxito reproductivo (ER), o varianza reproductiva, es mucho mayor en machos que en hembras, y ello es consecuencia directa de la anisogamia (**Figura 2.5**). Bateman (1948), indicó que típicamente es la hembra quien realiza la mayor inversión para generar cada descendiente, y atribuyó el origen de esta inversión desigual a las diferencias en las gametas producidas por ambos sexos; mientras que los machos producen abundantes espermatozoides con poco gasto energético, las hembras realizan una inversión mucho mayor en la producción de gametas escasas pero energéticamente costosas. Esto debido a que las gametas femeninas son de mucho mayor tamaño que las masculinas, y poseen suficiente citoplasma como para sobrellevar la fase inicial de la embriogénesis, o incluso permitir la supervivencia y desarrollo del embrión. El paradigma de Bateman considera así a las hembras como el factor limitante de la inversión de los padres, sobre la cual los machos competirán para reproducirse exitosamente. Esto permitiría asumir que esta pronunciada asimetría inicial en la inversión parental pre-apareamiento (óvulos vs espermatozoides) conduciría a una divergencia aún mayor en la inversión parental post-apareamiento (cuidado parental).

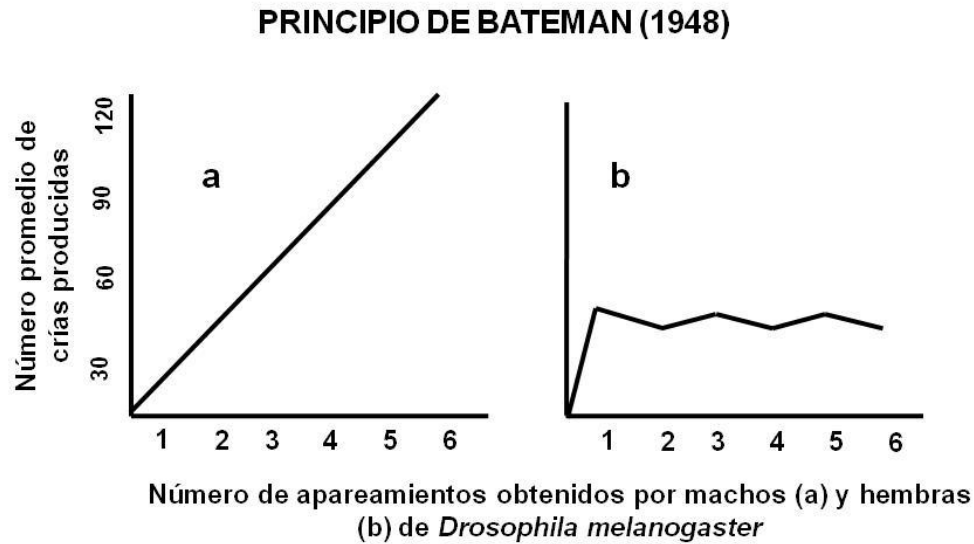


Figura 2.5: El principio de Bateman propone que el conflicto sexual tiene su origen en la anisogamia y asume que las diferencias existentes entre sexos derivan de la diferencia entre las gametas de machos y hembras (tamaño/reservas, cantidad, movilidad). En la imagen puede observarse que el número de apareamientos de los machos de *Drosophila melanogaster* se halla directamente relacionado con su éxito reproductivo, mientras que en las hembras de la misma especie, un aumento del número de apareamientos no incide en el número de crías producidas. De este modo, Bateman propone que la inversión en apareamientos (en términos de costos y de beneficios), en la mayoría de las especies, es mayor en machos.

En el Cuadro 2.1, se presentan los números aproximados de posibles descendientes, discriminado por sexo, en especies tetrápodos, que reflejan la varianza en el éxito reproductivo entre sexos (varianza reproductiva), y que se desprende del Principio de Bateman. En el Cuadro puede observarse es el éxito reproductivo de los machos es mucho mayor que en hembras, y esto sería consecuencia de la anisogamia.

**Número aproximado de posibles descendientes en especies tetrápodos,
discriminado por sexo.**

ESPECIE	TASA REPRODUCTIVA POTENCIAL (TRP)	
	MACHO	HEMBRA
Sapo común (<i>Bufo bufo</i>)	420.000	160.000
Gato doméstico (<i>Felis silvestris catus</i>)	240	80
Humano (<i>Homo sapiens</i>)	900	60
Ratón maicero (<i>Calomys musculinus</i>)	450	38
Ciervo canadiense (<i>Cervus canadensis</i>)	260	13
Elefante marino del Sur (<i>Mirounga leonina</i>)	300	15

Cuadro 2.1: Números aproximados de posibles descendientes, discriminado por sexo, en especies tetrápodos, que reflejan la varianza en el éxito reproductivo entre sexos (varianza reproductiva).

La inversión reproductiva de cada progenitor es la suma de las inversiones (expresadas tanto en tiempo como en energía) depositadas en la producción de todas las crías producidas durante su vida. Robert Trivers (Washington, EEUU, 1943), propuso que el sexo que más invierte en reproducción es el sexo más discriminante en el apareamiento, mientras que el sexo que invierte menos en la descendencia compite por el acceso al que más invierte. En su teoría de la inversión parental (Trivers 1972), indicó que un macho aumentará su éxito reproductivo encontrando y fertilizando el mayor número posible de hembras, mientras que una hembra sólo podrá aumentarlo convirtiendo el alimento en gametas o en crías. Además, este autor aclaró que un macho solo igualará el costo de su inversión parental con el de la hembra, cuando esta inversión sea imprescindible para asegurar su propio éxito reproductivo (**Figura 2.6**).

De esto, Trivers (1972) desprende que la competencia por apareamientos entre miembros del sexo menos inversor (los machos), por el acceso al sexo más inversor (las hembras) es una consecuencia inevitable de la inversión parental diferencial (Figura 2.7).

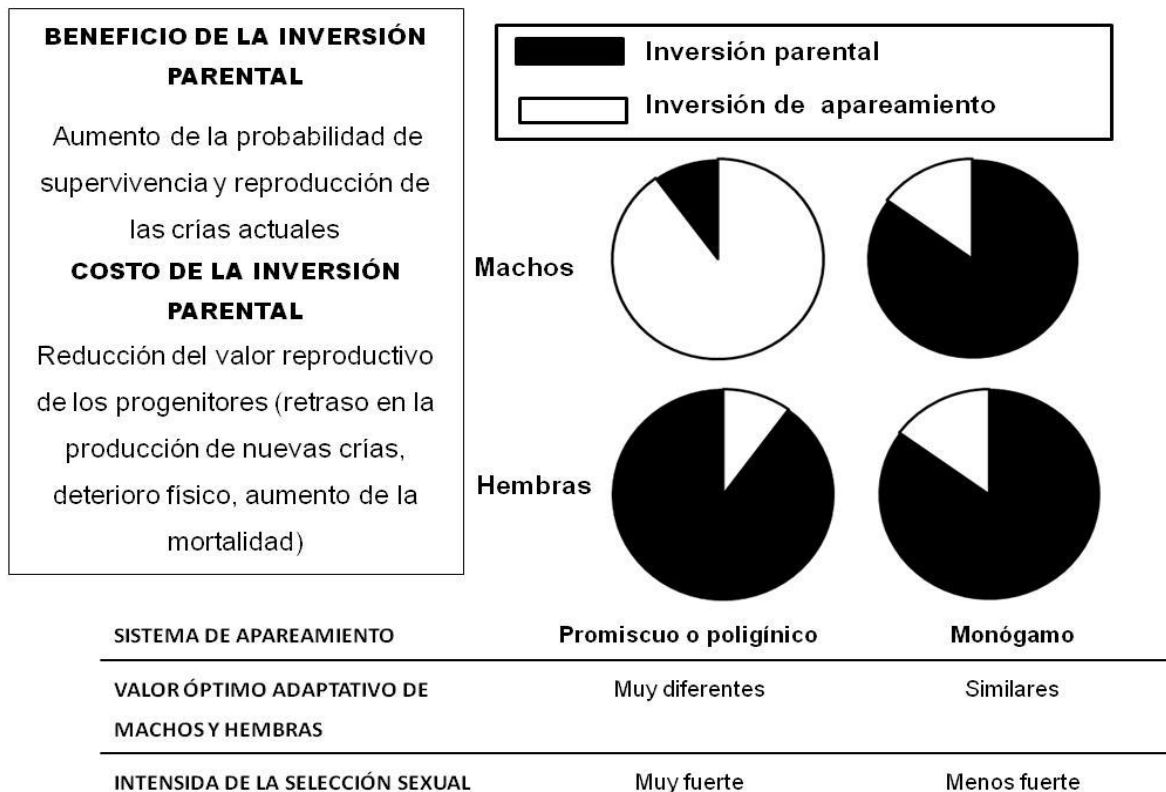


Figura 2.6: Proporción de inversión parental e inversión de apareamiento en relación a diferentes sistemas de apareamiento de las poblaciones.



Figura 2.7: Imágenes que sugieren la divergencia en los intereses de machos y hembras. Esta divergencia de intereses, o conflicto sexual, causaría que la selección favoreciera estrategias reproductivas sexo-específicas que maximicen el fitness de un individuo a expensas de su pareja reproductiva. Esta selección sexualmente antagónica puede conducir a conflictos sobre: tiempo y frecuencia de apareamiento, selección de pareja y dedicación de cuidado parental. En la imagen superior se muestra una hembra de papamoscas protegiendo el nido e incubando los huevos; en la imagen del medio se observa una madre amamantando a su ternero; la imagen inferior muestra machos de ciervo peleando por el acceso a hembras. Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; Extraídas de: <https://pixabay.com/es/animal-lago-japón-duna-lago-2914130/>; <https://pixabay.com/en/bird-nest-flycatcher-429331/>; <https://pixabay.com/en/calf-cow-cattle-feeding-suckling-2434425/>; <https://pixabay.com/en/deers-animals-male-horns-fight-206892/>

CONFLICTO SEXUAL, SELECCIÓN SEXUAL E INVERSIÓN PARENTAL

GRADIENTE DE CONFLICTO EN RELACIÓN AL GRADIENTE DE LA INTENSIDAD DE LA SELECCIÓN SEXUAL	
<p>INTERESES MUY SIMILARES ENTRE MACHOS Y HEMBRAS DE UNA POBLACIÓN</p> <p>✓Competencia entre machos por el acceso a hembras: leve o ausente. ✓Inversión reproductiva de machos y hembras: muy similar.</p> <p>Es esperable la evolución de la atención de los machos hacia las crías (cuidado paternal), en función que si el padre no colabora en la provisión de recursos para su subsistencia, su propio éxito reproductivo disminuye significativamente.</p>	<p>INTERESES MUY DIFERENTES ENTRE MACHOS Y HEMBRAS DE UNA POBLACIÓN</p> <p>✓Competencia entre machos por el acceso a hembras: fuerte. ✓Inversión reproductiva de machos y hembras: muy desigual.</p> <p>No es esperable la evolución de la atención de los machos hacia las crías (cuidado paternal), en función que los recursos que el padre debería proveerles a ellas son los que necesitaría consumir para aumentar su competitividad reproductiva.</p>

El conflicto sexual no es equivalente a la selección sexual, sino una forma de conflicto evolutivo que puede, o no, ser generado por selección sexual (Parker 2006). Por ejemplo, la competencia intrasexual en machos podría dar lugar a un conjunto de adaptaciones (por ejemplo, relativas a estrategias de búsqueda de pareja) que no tendrían por qué afectar la aptitud de las hembras.

Según Parker (2006), dependiendo de la forma del conflicto y de cómo se resuelva el conflicto evolutivo, este puede o no dar lugar a un conflicto manifiesto entre

ambos sexos, ya que es posible que un determinado sexo gane y el otro pierda, o bien, que ambos logren un compromiso intermedio.

2.3- CONFLICTO SEXUAL INTERLOCUS Y CONFLICTO SEXUAL INTRALOCUS

La base genética de la distinción entre conflicto sexual interlocus y conflicto sexual intralocus radica en la ubicación de los alelos antagónicos interactuantes: el conflicto en el que los alelos antagónicos se encuentran en el mismo *loci* se denomina conflicto sexual intralocus, y el conflicto en el que los alelos antagonistas se encuentran en diferentes *loci* en ambos sexos se denomina conflicto sexual interlocus (Chapman et al. 2003; Bonduriansky y Chenowith 2009). El conflicto sexual intralocus ocurre cuando los machos y las hembras sufren diferentes presiones selectivas en el mismo *loci*, lo que resulta en que ambos sexos limitan la evolución del otro sexo. Por el contrario, el conflicto sexual interlocus se produce cuando los machos y las hembras experimentan diferentes presiones selectivas en diferentes *loci*, lo que puede conducir a la coevolución antagónica o agonística (Parker 1979).

El conflicto sexual Interlocus ha sido propuesto como una causa de co-evolución sexualmente agonística. El modelo de co-evolución sexual propuesto es el siguiente: cuando un alelo en un locus en los machos aumenta su aptitud mientras reduce la aptitud de las hembras que interactúan con ellos, en las hembras de la población podría evolucionar una contra-adaptación, o contra-estrategia, para reducir el daño (costo), en un locus diferente. De esta manera, al desarrollar rasgos favorables evolucionados bajo la presión selectiva de la estrategia original de los machos que las perjudicaba directamente, las hembras presentarían una resistencia a la reducción de los costos directos ejercidos por los machos. Para que el conflicto sexual interlocus sea una causa efectiva de co-evolución agonística, el daño inducido por los machos debe superar los beneficios indirectos que las hembras obtienen al interactuar con ellos (Price y Burley 1993; Merila 1997; Rice y Chippindale 2001; Pischedda y Chippindale 2006).

El conflicto sexual de interlocus está potencialmente extendido en todos los taxones. Numerosos estudios experimentales han proporcionado evidencia de conflicto sexual interlocus como una causa legítima de co-evolución agonística (Bruce 1959, 1960, 1965; Wolff 1998; Eberhard 2002, 2004, 2005, 2006; Wolff y Macdonald 2004. Stewart et al. 2005; Waterman 2007). Por ejemplo, durante los enfrentamientos de competencia intrasexual pre-apareamiento entre machos de la mosca amarilla del estiércol, *Scathophaga stercoraria*, las hembras pueden resultar con lesiones; ahora bien, mientras los machos con un mayor desarrollo de habilidad competitiva aumentan su éxito reproductivo, en las hembras podría evolucionar un conjunto de adaptaciones antagónicas (comportamentales, fisiológicas, etc.), que reducirían las posibilidades de resultar lesionadas, lo cual aumentaría su aptitud (Parker 1979). Así, según este autor, existe un conflicto sexual entre machos y hembras que podría conducir a una "persecución evolutiva irresoluble" cuando un rasgo novedoso en los machos aumenta su capacidad competitiva perjudicando a las hembras.

2.3.1- Conflicto intralocus:

Las hembras y los machos de muchas especies animales exhiben una sorprendente variedad de dimorfismos sexuales que van desde las diferencias primarias de las gametas y las gónadas, a las diferencias somáticas a menudo vistas en el comportamiento, la morfología y la fisiología. Estas diferencias plantean muchas preguntas sobre cómo estos fenotipos divergentes pueden surgir de un genoma que es ampliamente compartido entre los sexos. La evidencia indica que miles de genes, a través de todas las porciones del genoma, contribuyen a la evolución de fenotipos sexo-específicos a través de la expresión génica sesgada por el sexo (Extraído de Mank 2009).

El conflicto sexual de Intralocus ocurre cuando los machos y las hembras experimentan diferentes presiones selectivas en el mismo locus, resultando que

cualquiera de los dos sexos afecte la evolución del otro sexo (Bonduriansky y Chenoweth 2009).

La variación alélica autosómica en un locus puede afectar un rasgo en ambos sexos. Si un carácter presenta diferentes óptimos en machos y hembras, esto podría conducir inicialmente a la evolución de dimorfismo sexual en la población o la especie inicialmente monomórfica (Parker 2006) **(Figura 2.8)**.

Según este autor, si el locus S determina el tamaño del cuerpo de los individuos, los alelos en S podrían generar un conflicto si los machos y las hembras tuvieran diferentes tamaños óptimos; pero, si la expresión génica de un alelo en S estuviera limitada por el sexo, permitiendo que un tamaño óptimo del cuerpo sea alcanzado en cada uno de ellos, no existiría un conflicto de interés evolutivo entre los fenotipos de los machos y las hembras respecto a ese estado de carácter.

La evolución de dimorfismo sexual a través de este mecanismo estaría reforzada si la expresión de un alelo del locus P, que determinara preferencia por un determinado fenotipo de machos, solo se expresara en hembras. La evidencia indica que el conflicto intralocus puede ser una fuerza importante en la evolución de muchos rasgos fenotípicos asociados directamente con la reproducción. No obstante, esto dependería de la rapidez con que pueda lograrse que la expresión en S y en P estuviera limitada por el sexo (Rice 1984).

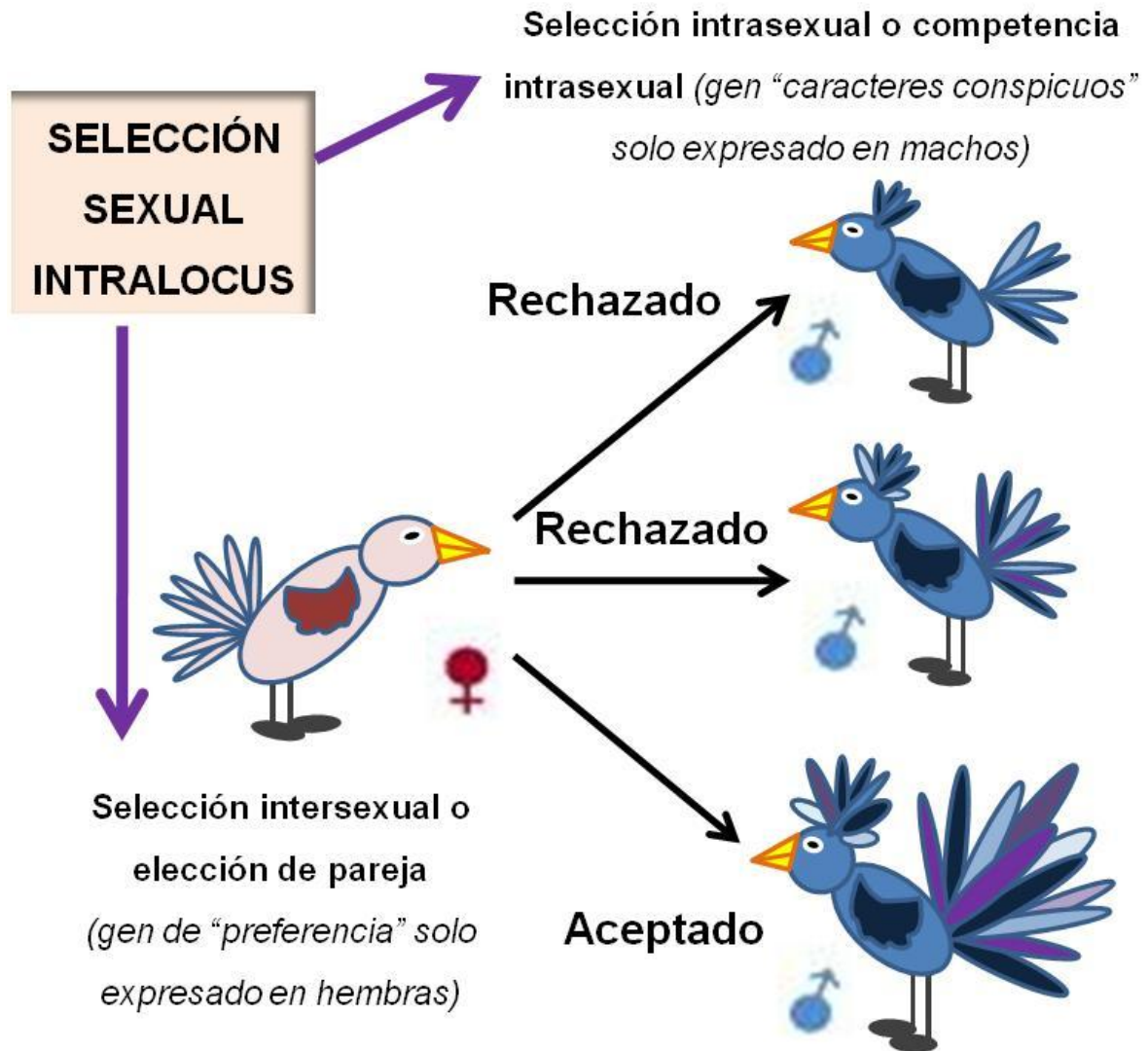


Figura 2.8: Selección sexual intralocus en la cual la expresión génica se encuentra limitada o ligada a un sexo. (Imagen de la autora).

2.3.2- Conflicto interlocus:

La aptitud media de cada sexo debería ser igual en aquellas especies de reproducción sexual con una proporción sexual poblacional igual, o muy cercana, a 1,0. Sin embargo, un individuo con un rasgo novedoso que aumentara su aptitud directa en una interacción que involucrase conflicto sexual, disminuirá la aptitud del individuo del

sexo opuesto con el cual interactuara. Si este rasgo se propagara en la población, la contra-selección podría generar cambios de represalia en el otro sexo (*Parker 2006*).

El conflicto interlocus se trata de un "conflicto de intereses evolutivos" entre individuos de ambos sexos, equivalente al potencial para generar selección sexualmente antagónica (*Parker 1979, Rice 1996, 1998; Rice y Holland 1997; Lessells 2006*).

El conflicto interlocus puede implicar adaptaciones que surjan a través de la expresión entre *loci*. Para comprender su mecanismo, *Parker (2006)* nos invita a imaginar dos *loci* sexualmente limitados: M expresado solo en machos y H expresado solo en hembras, donde M determina "en la situación X intenta aparearte", y H, en la misma situación X determina "intenta resistir el apareamiento"; si en la situación X el apareamiento y la resistencia al apareamiento son respuestas respectivamente óptimas en machos y en hembras, habrá un conflicto sexual entre locus: cualquier alelo mutante en M o H que permita el logro libre de costo del resultado óptimo para el macho o la hembra, este se extenderá rápidamente en la población. Así, el conflicto sexual es un potencial para generar procesos selectivos, no el propio proceso selectivo.

De esta manera, el conflicto sexual interlocus, o antagonismo sexual, ocurre cuando los dos sexos tienen estrategias óptimas opuestas en relación con la reproducción, particularmente sobre el modo y la frecuencia del apareamiento (*Parker 1979, 2006*). Así, el conflicto sexual conducirá potencialmente a una carrera evolutiva armamentista entre ambos sexos. Por ejemplo, los machos pueden beneficiarse al obtener múltiples apareamientos, mientras que los apareamientos múltiples pueden perjudicar a las hembras. Así, este tipo de conflicto requiere de alguna interacción entre machos y hembras (por ejemplo, apareamiento *versus* inversión parental) que genere una limitación respecto al óptimo ideal para cada sexo que no puede lograrse simultáneamente (sólo es posible un resultado) (*Parker 2006*). En este caso, la aptitud de un individuo se halla en función de su propia estrategia y de la estrategia de su pareja reproductiva. El conflicto sexual interlocus ha sido propuesto por *Andrés y Morrow (2003)* y *Chapman et al. (2003)* como fuente originadora de coevolución sexualmente agonística. Según estos autores, cuando en los machos de una especie

un alelo en un locus aumenta su aptitud mientras que reduce la de las hembras que interactúan con ellos, en las hembras evolucionaría una contra-adaptación en un locus diferente para contrarrestar o reducir el perjuicio. En otras palabras, en las hembras evolucionaría una contra-estrategia que conduciría a la reducción de los costos directos de las estrategias surgidas previamente en los machos.

El Cuadro 2.2 presenta un resumen de los conceptos desarrollados hasta el momento.



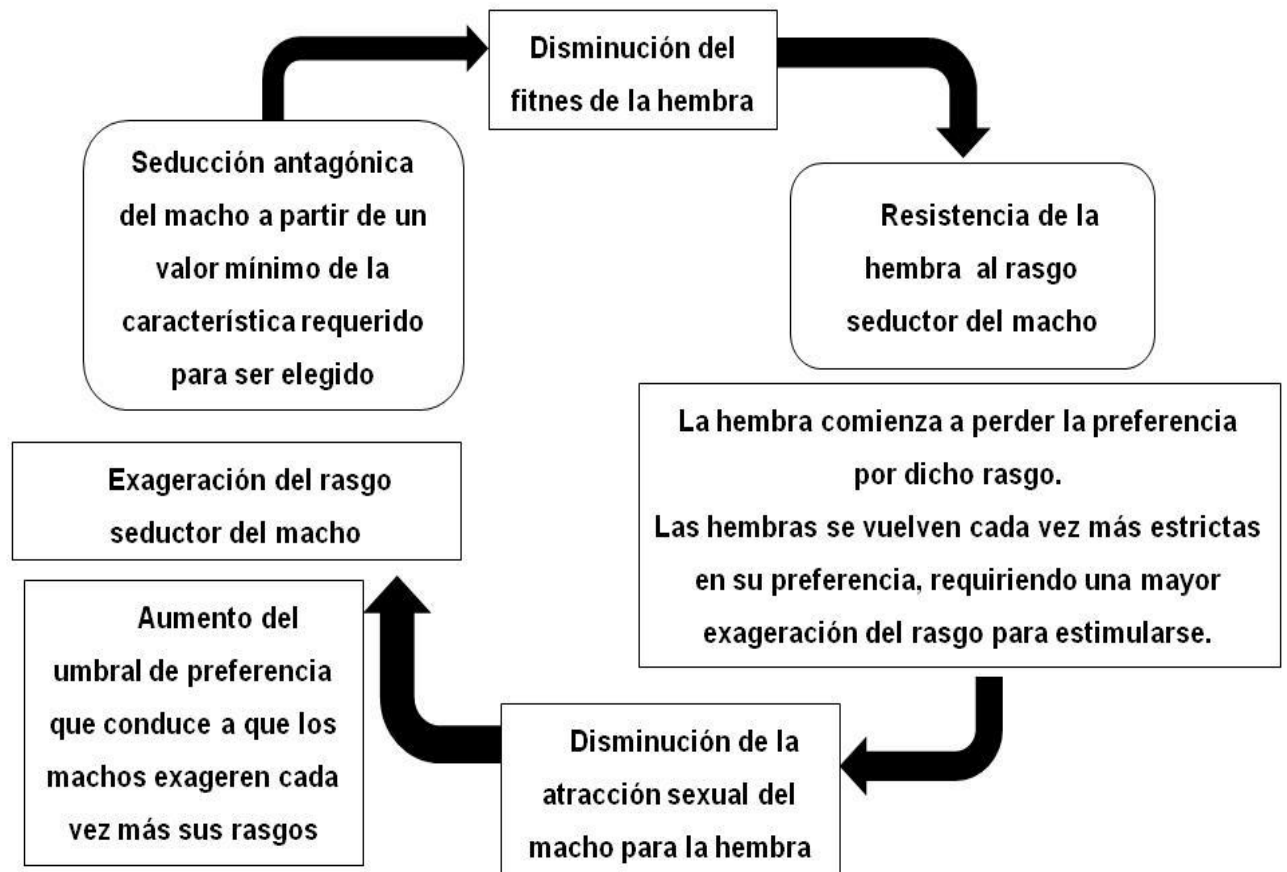
Cuadro 2.2: Diferencias en los mecanismos de selección intralocus e interlocus.

El conflicto sexual Interlocus es un tipo de conflicto sexual que se produce a través de la interacción de un conjunto de alelos antagonistas en dos o más *loci* diferentes en machos y hembras, lo que resulta en la desviación de uno o ambos sexos de la óptima de fitness para los rasgos. Este tipo de conflicto sexual implica una carrera armamentista co-evolutiva entre los dos sexos en el que cualquiera de ellos desarrolla un conjunto de adaptaciones antagónicas que son perjudiciales para la aptitud del otro sexo. El conflicto interlocus puede ocurrir sobre aspectos de interacciones macho-hembra tales como: la frecuencia de apareamiento, la fertilización, el esfuerzo relativo de los padres, el comportamiento de re-apareamiento de la hembra, la tasa de reproductiva de las hembras, etc. (Andrés y Morrow 2003).

Uno de los modos genéticos de selección de pareja propuesto por Stockley (2003) es el de seducción antagónica o selección por resistencia (*Chase Away Selection*). De acuerdo con Rosenthal y Servedio (1999), el rasgo que incrementa el fitness del macho "sobre-estimularía" a las hembras, induciéndolas a apareamientos inconvenientes para ellas (por ser demasiado frecuentes -*aumento de su tasa de apareamiento por encima de su óptimo*-, por ocurrir fuera del momento o lugar ideal, a través de una alteración hormonal causada por las características físico-químicas del fluido seminal, por toxicidad del fluido seminal, por un aumento de probabilidad de predación y/o parasitismo, por una escasa provisión de beneficios directos, etc.). La clave del proceso radica en que el fitness de las hembras declina cuando se exponen a machos con rasgos realzados que no representan el beneficio que reflejan (las hembras perciben una mejor cualificación del macho de la que realmente este posee); es por eso que el umbral de preferencia de las hembras debería aumentar (la selección favorece la resistencia de la hembra hacia dicho rasgo). Así, a través de esta co-evolución antagónica, este proceso de resistencia conduce a la evolución de rasgos más exagerados en los machos (**Figura 2.9**).

En pocas palabras.....

- ✓ El grado de conflicto sexual, o grado de asimetría de intereses, depende de las diferencias en el valor óptimo adaptativo de machos y hembras.
- ✓ La base fundamental del conflicto sexual radica en el potencial que posee uno o ambos miembros de la pareja de beneficiarse a expensas del ER del otro miembro de la pareja.
- ✓ La teoría del conflicto sexual sugiere que los intereses de machos y hembras comúnmente divergen, causando que la selección favorezca estrategias reproductivas sexo-específicas que maximizan el fitness de un individuo a expensas de su pareja reproductiva.
- ✓ Esta selección sexualmente antagónica puede conducir a conflictos sobre: tiempo y frecuencia de apareamiento, selección de pareja y dedicación de cuidado parental. Por ejemplo, existen asimetrías entre sexos en el costo que supone elegir un compañero inadecuado, y siempre habrá un sexo que pagará más caro el hecho de hacer una mala elección.

Figura 2.9: Esquema del modelo de selección sexual por resistencia

2.4- CONTRA-ESTRATEGIAS DE LAS MADRES HACIA POTENCIALES INFANTICIDAS COMO UN EJEMPLO DE CONFLICTO INTERLOCUS

2.4.1- Valor adaptativo del infanticidio

Si bien hasta fines de la década de los setenta del siglo pasado el infanticidio era descrito como un comportamiento patológico y no adaptativo, desencadenado por condiciones naturales extremas tales como un alto valor de densidad poblacional, la escasez de recursos limitantes, etc. (Calhoun 1962; Smith 1974; Holmes 1977; Curtin y Dolhinow 1978), actualmente se lo interpreta como una estrategia reproductiva adaptativa.

El infanticidio, o muerte de crías por parte de individuos de la misma especie, es un comportamiento muy frecuente en los mamíferos, especialmente en especies de primates, carnívoros y roedores (Olson 1993; Agoramoorthy y Rudran 1995; Ylönen et al. 1997; Ebensperger y Blumstein 2007; Opperbeck et al. 2012; Lukas y Huchard 2014). El infanticidio cometido por adultos no emparentados con las crías, es una estrategia que habría evolucionado en respuesta a una intensa competencia por recursos (**Figura 2.10**). Mientras que en algunas especies son los machos los que cometen infanticidio, en otras lo son las hembras. No obstante, independientemente del sexo causante del infanticidio, la exhibición de este comportamiento conduce al aumento de la probabilidad de éxito reproductivo del perpetrador (**Figura 2.10**).

El infanticidio es un ejemplo destacado del conflicto evolutivo entre los intereses reproductivos de machos y hembras, y es ampliamente reconocido como un comportamiento adaptativo porque aumenta la aptitud individual del perpetrador (Hrdy 1979; Parker 2006; Ebensperger y Blumstein 2007). En muchas especies de mamíferos las crías son vulnerables al nacer, requiriendo de un cuidado y una protección intensos y prolongados para asegurar su crecimiento y supervivencia hasta la edad reproductiva, y en la mayoría de las especies, el cuidado parental es ejercido principalmente por las madres (Lonstein y De Vries 2000). Aunque el infanticidio es

ampliamente aceptado como un comportamiento adaptativo en ambos sexos (Ebensperger y Blumstein 2007), una de las primeras formas reconocidas de conflicto sexual fue el infanticidio por parte de machos, el cual impone grandes costos al éxito reproductivo de las hembras, mientras que aumenta la aptitud de los machos infanticidas (Palombit 2015).

El infanticidio por parte de machos es habitual en especies que presentan grupos sociales liderados por un adulto dominante quien accede y defiende los recursos limitantes. En estas especies, para aquellos machos que intentan desplazar del grupo al dominante, es mucho menos costoso para ellos mismos eliminar a los individuos juveniles o invadir el sitio ocupado por una madre y sus crías, que enfrentar directamente a un contrincante de mayor jerarquía social. No obstante, una de las primeras y llamativas observaciones realizadas por biólogos que estudiaban el infanticidio, fue que el número total de crías de una población donde se registraba infanticidio por parte de machos era similar a la cantidad de crías de otra población donde esto no ocurría. El infanticidio cometido por los machos ocurre en una gran variedad de taxones de mamíferos (Boggess 1979; Agoramoorthy y Rudran 1995; Agrell et al. 1998; Janson y van Schaik 2000; Ebensperger y Blumstein 2007; Lukas y Huchard 2014).

Cuando a partir de 1980 comenzaron a desarrollarse estudios sistemáticos de infanticidio en poblaciones naturales, se constató que los machos infanticidas preñaban a las madres una vez consumada la muerte de sus crías. De este modo, en poblaciones con individuos infanticidas, si bien la tasa de mortalidad de crías aumentaba, también lo hacía la tasa de preñez. Más aún, un macho que lograba acceder a un grupo social a través del infanticidio lograba engendrar más descendencia que aquellos que inmigraban pacíficamente al grupo.

Así, es fácilmente comprensible que los machos se benefician al matar las crías de una hembra al aumentar las posibilidades de aparearse con ella; más aún, los machos de ciertas especies se benefician doblemente al cometer infanticidio. Por ejemplo, en poblaciones naturales de leones africanos (*Panthera leo*) cuando un macho extraño logra apoderarse de un grupo de hembras anteriormente monopolizadas por un macho dominante cometiendo infanticidio, el perpetrador se

garantiza que las hembras rápidamente entren en celo, eliminando además a los potenciales competidores de sus futuras crías.

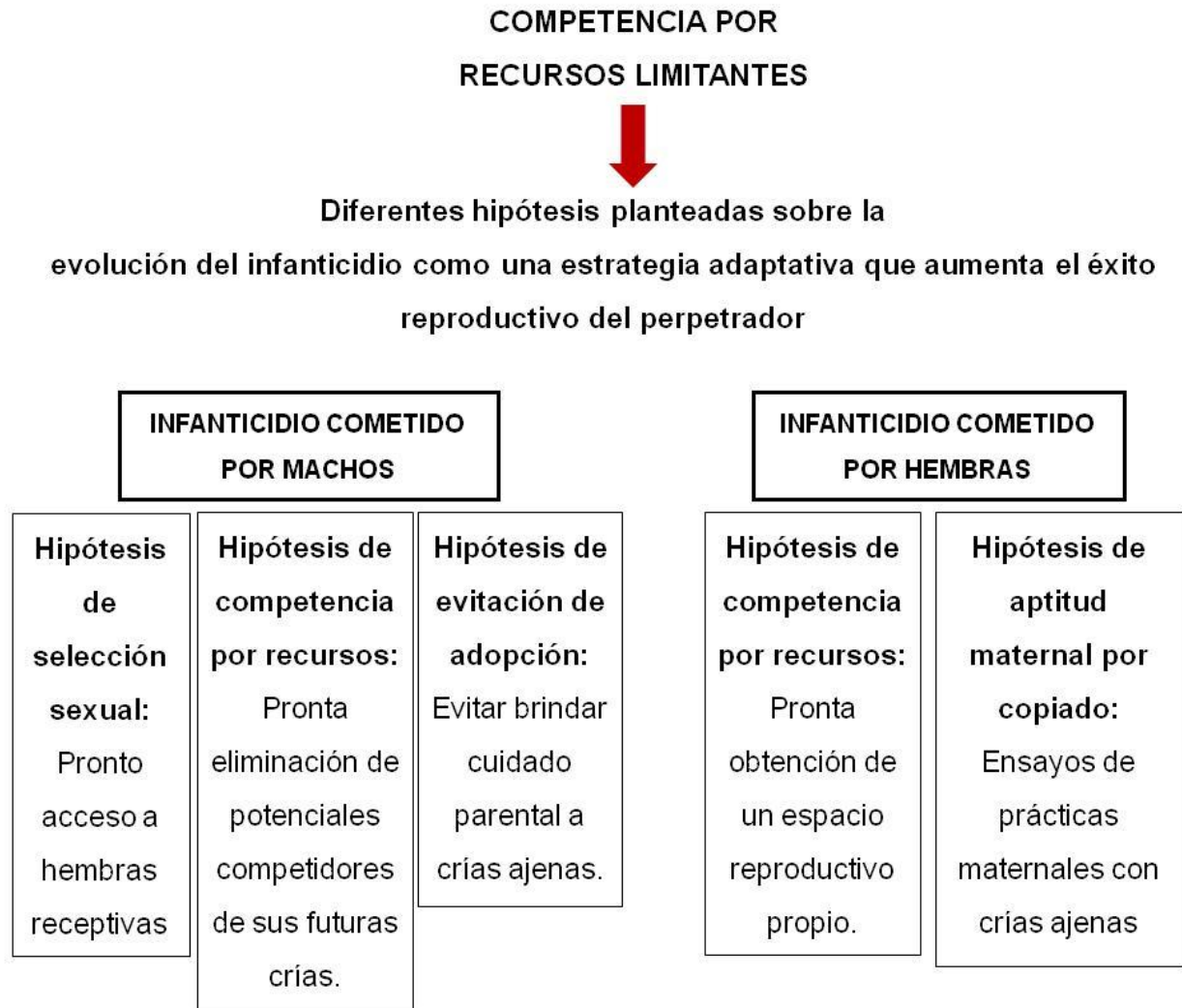


Figura 2.10: Evolución del infanticidio como un mecanismo adaptativo del perpetrador. *Para un mayor desarrollo de este tema consultar Steinmann (2015, 2017), y Steinmann y Bonatto (2015).*

En mamíferos, las hembras maximizan su éxito reproductivo priorizando la supervivencia de sus crías, y los machos lo maximizan encontrando y fertilizando el mayor número posible de hembras diferentes. Estas diferentes estrategias de hembras y machos en la forma de alcanzar su mayor éxito reproductivo se hallan contempladas en la teoría de la inversión parental propuesta por Trivers en el año 1972 (*Ver 2.1- diferentes interpretaciones de los roles sexuales*). De esta manera, es fácil comprender que las hembras se benefician del infanticidio al reducir la competencia con otras hembras por la adquisición de recursos para su propia descendencia, logrando así el acceso a recursos favorables para el cuidado de sus crías hasta el momento del destete (alimento, refugio, etc.).

2.4.2- Evolución de contra-estrategias hacia el infanticidio

La ocurrencia de comportamiento infanticida condujo a la posterior evolución de contra-estrategias adaptativas hacia el infanticidio (**Figura 2.11 y 2.12**). Si bien estas estrategias contra el infanticidio evolucionaron tanto en madres como en padres de crías víctimas de infanticidio, en este punto se hará especial referencia a aquellas exhibidas por las madres. Dentro de éstas distinguiremos las contra-estrategias hacia el infanticidio cometido por machos (**Figura 2.11**) y aquellas que previenen el infanticidio por parte de hembras (**Figura 2.12**).

Considerando que el infanticidio es especialmente costoso para las hembras cuya descendencia se ha perdido, este comportamiento debería ser una fuerza evolutiva suficiente para causar adaptaciones conductuales o fisiológicas en su contra (Agrell et al. 1998; Lukas y Huchard 2014; Palombit 2015). Las contra-estrategias de las hembras pueden incluir respuestas conductuales tales como: el apareamiento con múltiples machos (Agrell et al. 1998; Sommaro et al. 2015); la elección de un macho dominante (Lopuch y Matula 2008); la evitación de machos infanticidas a través de su desplazamiento a otra área sin este tipo de individuos (Ebensperger y Blumstein 2007); el ataque directo dirigido a machos potencialmente perpetradores (Parmigiani et al. 1988, 1994; Agrell et al. 1998; Wolff 1985, 1998; Ylönen y Horne 2002).

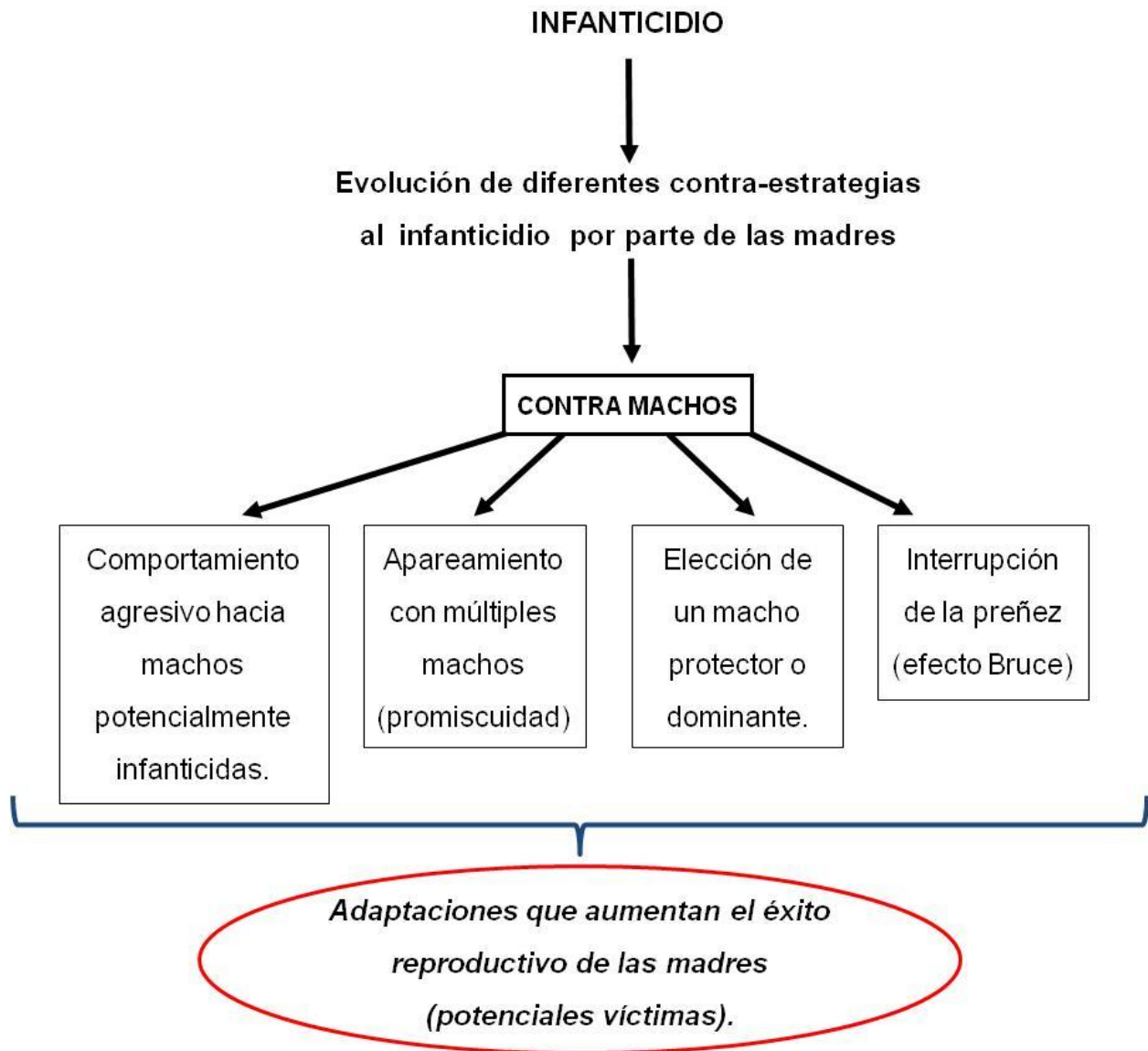


Figura 2.11: Evolución de contra-estrategias hacia el infanticidio cometido por machos por parte de las madres.

Por otro lado, la interrupción de la preñez, o efecto Bruce, constituye una contraestrategia fisiológica de las hembras, y se ha propuesto en muchas especies de pequeños roedores (Bruce 1960; Ebensperger y Blumstein 2007). Esta estrategia ocurre cuando las hembras preñadas se exponen directamente a un macho

desconocido o a su olor, y conduce a la interrupción de la preñez, tanto en etapas tempranas como tardías (Hrdy 1979; Mahady y Wolff 2002; Ylönen y Horne 2002). Sin embargo, de acuerdo con Eccard et al. (2017), aunque el efecto de Bruce causa principalmente una interrupción temprana o tardía del embarazo, también podría resultar en otras consecuencias incluidas bajo un efecto más amplio del efecto Bruce, tal como un retraso en la fecha de nacimiento, entre otras.

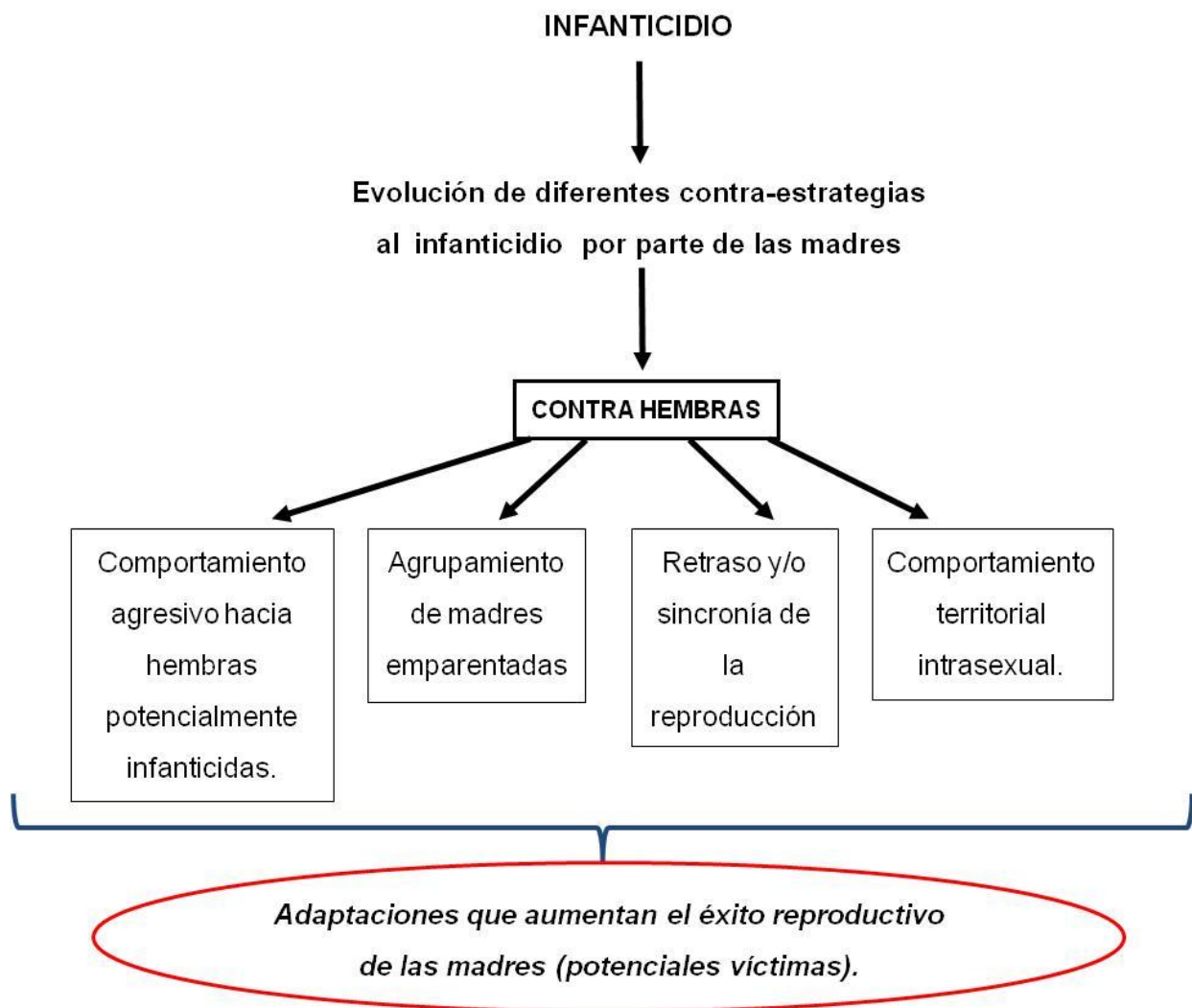


Figura 2.12: Evolución de contra-estrategias hacia el infanticidio cometido por hembras por parte de las madres.

CAPÍTULO 3

SELECCIÓN SEXUAL: ELECCIÓN DE PAREJA

3.1- BREVE REFERENCIA A LA SELECCIÓN SEXUAL

En su libro “*The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*”, Darwin (1871) (**Figura 3.1**), propuso que la selección sexual explica la evolución de caracteres sexuales secundarios extravagantes que serían desventajosos bajo selección natural, ya que disminuyen fuertemente la probabilidad de supervivencia de los individuos que los exhiben.

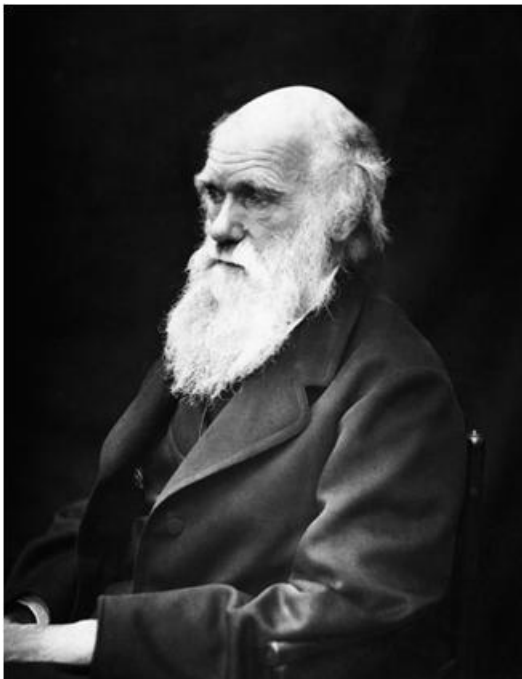
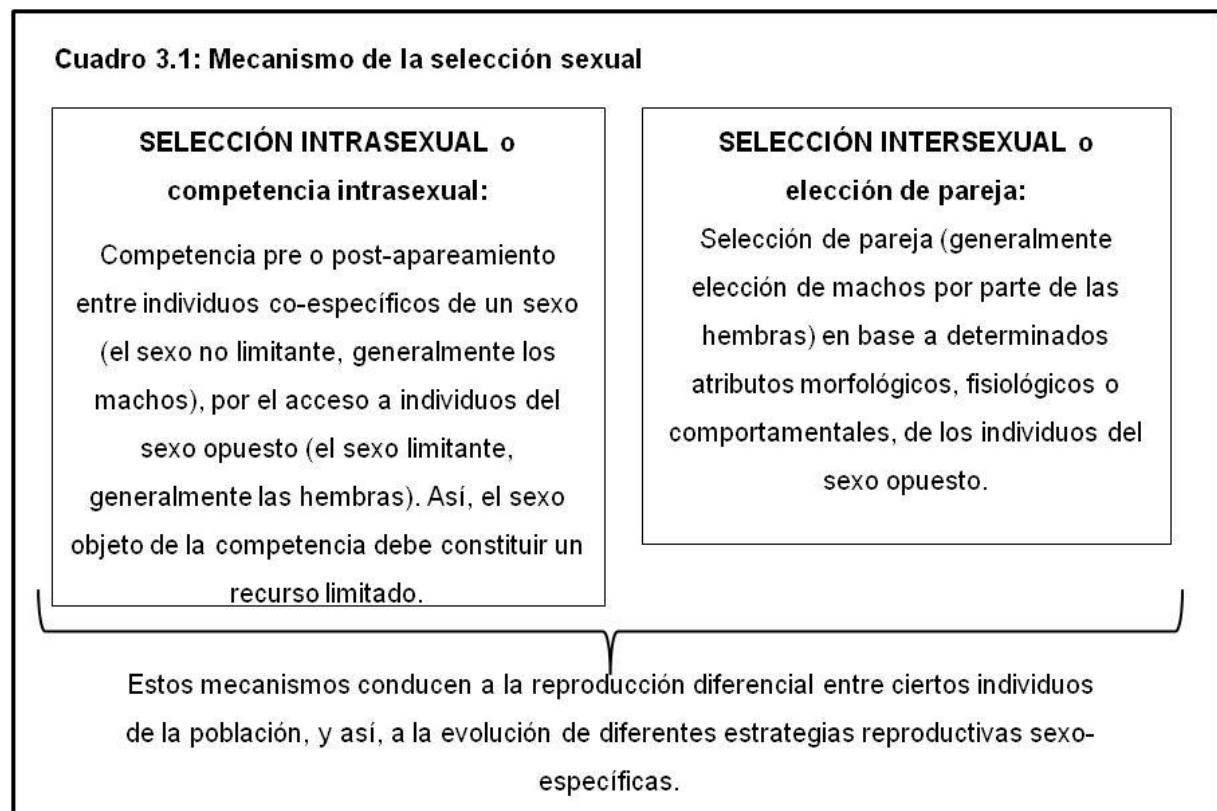
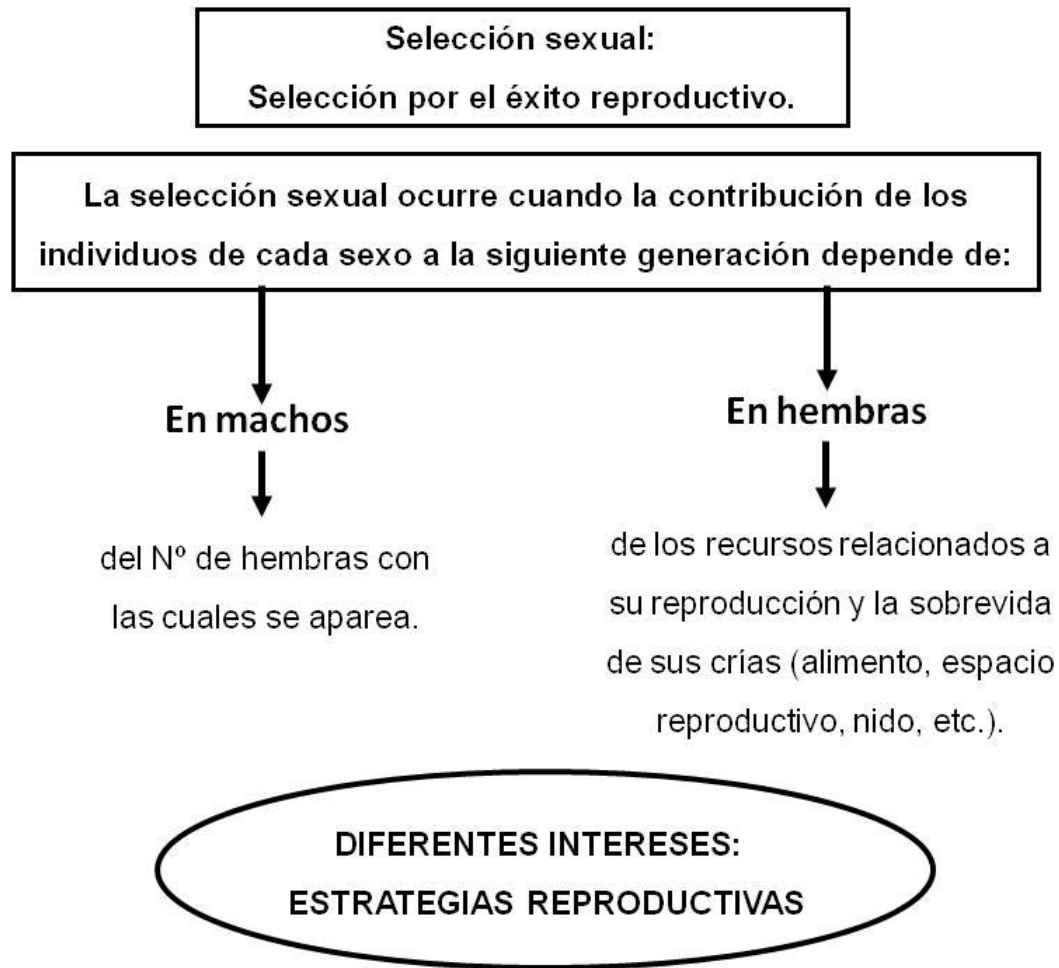


Figura 3.1: Charles Robert Darwin (Shrewsbury, Inglaterra, Reino Unido, 12 de Febrero de 1809 – Downe, Kent, Inglaterra, Reino Unido, 19 de Abril de 1882). Imagen registrada en el dominio público según Licencias Creative Commons/Creative Commons CC0.

Wikipedia: Extraída de:
<https://pixabay.com/es/charles-robert-darwin-cientificos-62911/>

En la citada obra Darwin expresa que: “La variación fenotípica de un carácter relacionada con la variación en el éxito de apareamiento también puede provocar cambios evolutivos. Este proceso se conoce como selección sexual y puede deberse a la selección activa de pareja o a la competencia entre individuos del mismo sexo por el acceso a la reproducción. Así, esta fue la respuesta que propuso Darwin para explicar el significado adaptativo de la presencia de caracteres evidentemente llamativos o conspicuos, que podrían conducir a disminuir la sobrevivencia del individuo. De este modo, la selección sexual es el proceso evolutivo en el cual la selección depende exclusivamente de las ventajas reproductivas que presentan los individuos de la población que exhiben determinados estados de carácter fenotípicos, sobre otros individuos co-específicos de la misma población y del mismo sexo que no los presentan. En el **cuadro 3.1** se presenta el mecanismo fundamental de la selección sexual.





Los caracteres seleccionados a partir de la preferencia de la hembra confieren una desventaja para la supervivencia del macho que los presenta: a mayor efecto de la preferencia por parte de la hembra por una determinada característica sexual, mayor desarrollo del carácter y, por lo tanto, mayor desventaja impuesta. De esta manera, surge un antagonismo entre el mecanismo de selección natural y selección sexual (**Figura 3.2**).

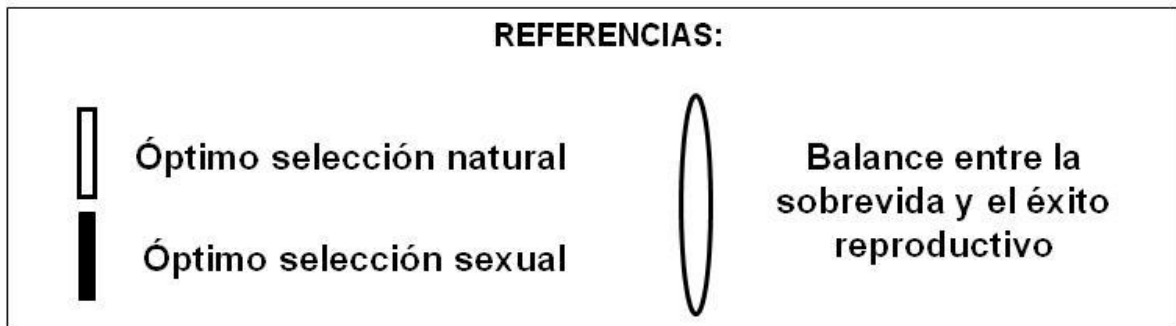
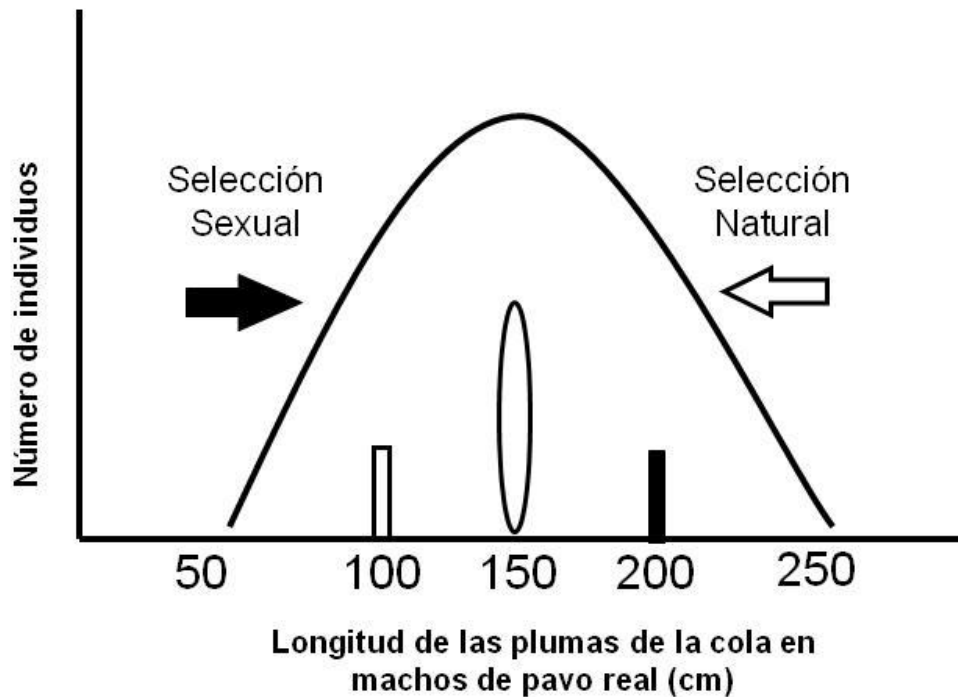


Figura 3.2: Ejemplo hipotético de antagonismo entre el mecanismo de la selección natural y la selección sexual: dos presiones selectivas en conflicto.

Es muy importante destacar, que cuando Darwin propuso su teoría de selección sexual, los roles sexuales convencionales implicaban hembras con un rol pasivo, protectoras y cuidadosas de sus crías, cuyo único interés radicaba en la adquisición de recursos para ellas y sus descendientes, y machos fuertemente competitivos por el acceso a las hembras (Darwin 1871; Huxley 1938). Con respecto a los apareamientos, estos eran vistos como una contribución homogénea y cooperativa de dos progenitores; cada progenitor invirtiendo un 50% en la producción de la prole. Como se mencionó en el Capítulo 2, recién a partir de 1970 se produce una

valorización de los desacuerdos o conflicto de los roles sexuales. Así, a partir del reconocimiento de las diferencias entre machos y hembras respecto a sus diferentes inversiones en su reproducción, fueron expuestas las diferencias de intereses entre sexos. Finalmente, este reconocimiento de conflicto sexual condujo a reconocer a las hembras como participantes activas de las interacciones sexuales, dilucidar los mecanismos de elección pre-apareamiento y post-apareamiento (selección críptica de pareja reproductora por parte de las hembras), y al reconocimiento de tácticas reproductivas alternativas en hembras como importantes mecanismos evolutivos (Day 2000; Eberhard 1996, 2000, 2002, 2005; Eberhard y Cordero 2003; Solomon y Keane 2007).

3.2- ¿QUÉ PREFIEREN LAS HEMBRAS?

Entre los diferentes rasgos de los machos que buscan acceder al apareamiento, se pueden citar los siguientes ejemplos de aquellos preferidos por las hembras:

RASGOS MORFOLÓGICOS Y COMPORTAMENTALES DEL MACHO	PREFERENCIA DE LA HEMBRA	ESPECIE
Tamaño del cuerpo	Grande	<i>Cichlasoma Nigrofasciatum</i>
	Pequeño	<i>Chironomus plumosus</i>
Vista anterior del cuerpo	Simétrico	<i>Pavo cristatus</i> <i>Sturnus vulgaris</i> <i>Chironomus plumosus</i>
Color del cuerpo	Mayor intensidad	<i>Carpodacus mexicanus</i>
	Mayor área naranja	<i>Poecilia reticulata</i>
	Mayor área roja	<i>Gasterosteus aculeatus</i>

Rostro	Con prolongaciones parecidas a un bigote	<i>Poecilia sphenops</i>
Cresta	De mayor tamaño	<i>Gallus gallus</i>
Cola	Con mayor número de ocelos	<i>Pavo cristatus</i>
	Más larga	<i>Euplectes progne</i>
Color de la cola	Mayor intensidad	<i>Pavo cristatus</i>
	Mayor área blanca continua	<i>Hirundo rustica</i>
Canto	De baja frecuencia	<i>Engystomops pustulosus</i>
Regalo nupcial	Calidad nutricional	<i>Merops apiaster</i>
Construcción de pérgola	Más decorada	<i>Ptilonorhynchus violaceus</i>

3.3- MODELOS DE SELECCIÓN DE PAREJA

Aunque la elección de pareja ocurre tanto en machos como en hembras (Andersson 1994), en este libro solo haremos referencia a la elección de las hembras por rasgos sexuales secundarios de los machos. Si bien hasta el momento se han acumulado numerosas pruebas provenientes de estudios experimentales, que han conducido a que la elección de pareja sea un proceso ampliamente reconocido, los mecanismos genéticos que subyacen a su evolución siguen siendo aún objeto de debate. Además, esto se ve agravado no sólo por la posibilidad de que varios mecanismos diferentes co-ocurran, sino también, porque los conflictos entre los sexos pueden añadir presiones de selección sobre las preferencias y el rasgo preferido (Parker 1979; Arnqvist 2005; Andersson y Simmons 2006). En el **cuadro 3.2** se presentan los modelos de selección de pareja propuestos por Paul (2002).

Cuadro 3.2: Modelos de selección de pareja propuestos por Paul (2002)

HIPÓTESIS NO ADAPTATIVAS (El sexo seleccionador no obtiene nada).	Breve descripción
Hipótesis del sesgo sensorial	✓ Los rasgos son favorecidos porque explotan un sesgo sensorial pre-existente en el sistema sensorial del sexo seleccionador.
Hipótesis de selección por resistencia	✓ Los rasgos exagerados son favorecidos por superar la resistencia de las hembras hacia apareamientos sub-óptimos (debidos a un sesgo sensorial pre-existente).

Continuación Cuadro 3.2: Modelos de selección de pareja propuestos por Paul (2002)

HIPÓTESIS ADAPTATIVAS	Breve descripción
1-Beneficios directos	✓El sexo seleccionador obtiene recursos.
2-Beneficios indirectos	✓El sexo seleccionador solo obtiene genes.
2.1-Runaway	✓Selección de machos atractivos; co-evolución entre carácter exagerado preferido y su preferencia.
2.2-Mecanismos de indicadores genéticos (Buenos genes)	✓Los rasgos son favorecidos porque indican alta calidad heredable.
2.2.1-Modelo de handicap	✓Los rasgos son favorecidos porque son costosos
2.2.2-Modelo de resistencia a los parásitos	✓Los rasgos son favorecidos porque indican resistencia.
2.3- Hipótesis de heterocigocidad	✓Las hembras eligen parejas genéticamente disímiles que favorecen (incrementan) el grado de heterocigocidad de sus descendientes.
2.4-Hipótesis de incompatibilidad genética	✓Las hembras se aparean con múltiples parejas minimizando así el riesgo ser inseminadas por espermatozoides genéticamente incompatible/selección post-cópula.

En este libro vamos a desarrollar brevemente los modelos de selección de pareja propuestos por Hosken y Stockley (2004). En el cuadro 3.3 se presentan los modelos de selección de pareja propuestos dichos autores.

Cuadro 3.3: Modelos de selección de pareja (no asociadas a su valor adaptativo), propuestos por Hosken y Stockley (2004)

➤ Modelos genéticos

❖ Beneficios directos

❖ Beneficios indirectos

✓ Runaway Selection (*selección fuera de control*)

✓ Buenos genes (*modelos de handicap, modelo de resistencia a los parásitos*)

✓ Sesgo Sensorial (*explotación sensorial*)

❖ Seducción antagonica o selección por resistencia (*Chase Away Selection*)

➤ Modelos no-genéticos

❖ Aprendizaje

❖ Copiado

Antes de detenernos en el desarrollo de los diferentes modelos, cabe aclarar que las señales indicadoras transmiten información sobre ciertas características del emisor (generalmente los machos), que el receptor (generalmente las hembras) utilizará para tomar una decisión con respecto a aquel.

Según Alcock (1998) de acuerdo con el canal sensorial empleado para su transmisión, las señales pueden clasificarse en químicas, auditivas, visuales, táctiles y eléctricas. De acuerdo con este autor, cada tipo diferente de señal se adecua mejor a un ambiente determinado y posee propiedades diferentes que determinarán sus costos y beneficios de acuerdo con el gasto energético que se requiere para producirlas y el tipo de receptores que pueden recibirlas.

Habitualmente el tipo de información dependerá de las características concretas de cada especie, y de qué le resulte “beneficioso” al receptor a la hora de

seleccionar una pareja de apareamiento. Se habla de beneficios directos cuando la señal informa sobre determinados recursos que el emisor proporciona a la hembra y su descendencia (alimento, territorio, etc.); mientras que los beneficios indirectos, también conocidos como de “buenos genes”, se refieren a la calidad fenotípica/genética que heredará la descendencia del emisor (Andersson 1994).

3.4- MODELOS GENÉTICOS

3.4.1- Beneficios directos

Constituye la explicación más simple. En este modelo los machos proveen a las hembras con algún beneficio tangible que aumenta el éxito reproductivo de la hembra y su descendencia (**Figura 3.3**). Entre estos se pueden distinguir aquellos que representan exclusivamente recursos materiales (alimento, nido o material de nidificación, refugio, territorio reproductivo de calidad, etc), y los que implican un comportamiento tal como el de cuidado parental, de defensa de la hembra y/ o de sus crías, etc.). Cualquiera de ellos, tiende a aumentar potencialmente la supervivencia de la hembra y sus crías, y/o su fecundidad presente y futura. En este modelo, las hembras seleccionarán a aquellos machos que proveen beneficios de mayor calidad.



Figura 3.3: Modelo de selección de pareja sexual a través de un beneficio directo provisto por el macho: los machos proveen a las hembras con algún beneficio tangible que aumenta el éxito reproductivo de la hembra y su descendencia. En este caso el recurso material es alimento. Imagen registrada en el dominio público, extraída de: <https://pixabay.com/es/pájaro-fauna-animal-naturaleza-3113835/>

3.4.2- Beneficios indirectos: Modelo *runaway selection*, o proceso fuera de control

A principios del siglo pasado, lejos de los posteriores avances en el conocimiento de la genética, el biólogo Inglés Ronald Aylmer Fisher (1915, 1937), (**Figura 3.5**), propuso un mecanismo para explicar el acoplamiento genético entre la preferencia por un carácter fenotípico conspicuo y el desarrollo del mismo.



Figura 3.5: Sir Ronald Aylmer Fisher (Londres, Reino Unido, 17 de Febrero de 1890 – Adelaida, Australia, 29 de Julio de 1962). Propuso el modelo de selección sexual autorreforzante (*Fisherian runaway selection*), también denominado modelo fisheriano de selección desbocada, selección descontrolada o selección en cascada. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia Creative Commons/Creative Commons CC0. Wikipedia, extraída de CC0 Creative Commons, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:R._A._Fischer.jpg.

Se trata de un modelo hipotético sobre el posible mecanismo de la evolución de la preferencia por parte de uno de los sexos de una especie (generalmente las hembras), por un determinado carácter sexual secundario exomorfológico o comportamental en el otro sexo (generalmente los machos). A este modelo también se lo conoce como selección sexual autorreforzante de Fisher, o selección desbocada fisheriana (*Fisherian runaway selection*), e implica la co-evolución por retroalimentación positiva de caracteres sexuales secundarios asociados al apareamiento.

Fisher fue el primero en resumir un modelo por el cual la selección intersexual podría conducir a la evolución del dimorfismo sexual a través de la selección de pareja por parte de las hembras, basada en su preferencia por machos atractivos portadores de una ornamentación especial o de un determinado comportamiento de cortejo.

"Frecuentemente hay ocasiones en que una preferencia sexual otorgue una ventaja sexual, tanto para quién la escoja como para quién la porte, y que de esa manera logre establecerse en la especie. Cuando en una especie existen diferencias notables entre los sexos que se correlacionan con ventajas sexuales, habrá una tendencia a seleccionarlas ya que presentan una mayor ventaja. Las hembras obtienen beneficios genéticos indirectos por medio de la elección de machos atractivos, no debido a que estos sean genéticamente superiores, sino debido a que producirán hijos más atractivos que aquellas que se reprodujeron con machos menos atractivos". (*extraído de "The Genetical Theory of Natural Selection", publicado por Fisher en 1930*)

El modelo *Fisherian runaway selection* asume que la preferencia sexual en hembras y la ornamentación en machos tiene una base genética, y que la

heredabilidad ligada al sexo de los mismos posibilitará que tanto la preferencia como los caracteres sexuales conspicuos pasen a los hijos (**Figura 3.6**).

Según este modelo, la preferencia de las hembras conduciría a la evolución de caracteres conspicuos que disminuyen la supervivencia del macho. Este mecanismo se explica a través del ejemplo hipotético en el que, en una población inicial de aves en la cual las hembras escogen parejas al azar, surge un gen que determina la aparición del carácter hereditario de la preferencia por un determinado estado de carácter de los machos.

Así, en la población inicial los machos que presentaran colas ligeramente más largas que otros, volarían con un poco más de habilidad o más velozmente, y así, tendrían mayores probabilidades de evitar la depredación. De esta manera, la presencia del estado de carácter “cola más larga”, conduciría a un aumento de la probabilidad de sobrevivir, respecto a los machos con colas ligeramente más cortas. El mecanismo evolutivo interviniente en esta etapa sería la selección natural. En esta situación, un gen para la elección de machos con cola más larga sería favorecido en las hembras, ya que, al elegir un macho con cola larga, los hijos producidos a partir de este apareamiento sobrevivirán más (hijos con colas largas). De este modo, este rasgo se extenderá a través de la población hasta que la mayoría de los machos tengan colas largas y la mayoría de las hembras los prefieran. El mecanismo evolutivo interviniente en esta etapa sería la selección sexual. Si esta retroalimentación positiva (co-evolución), entre la preferencia por parte de la hembra y el carácter sexual secundario preferido exhibido por el macho continuara, nos encontraríamos frente a un proceso en descontrol que conduciría a que el rasgo seleccionado alcanzara proporciones tan exageradas que se vuelvan desventajosas.

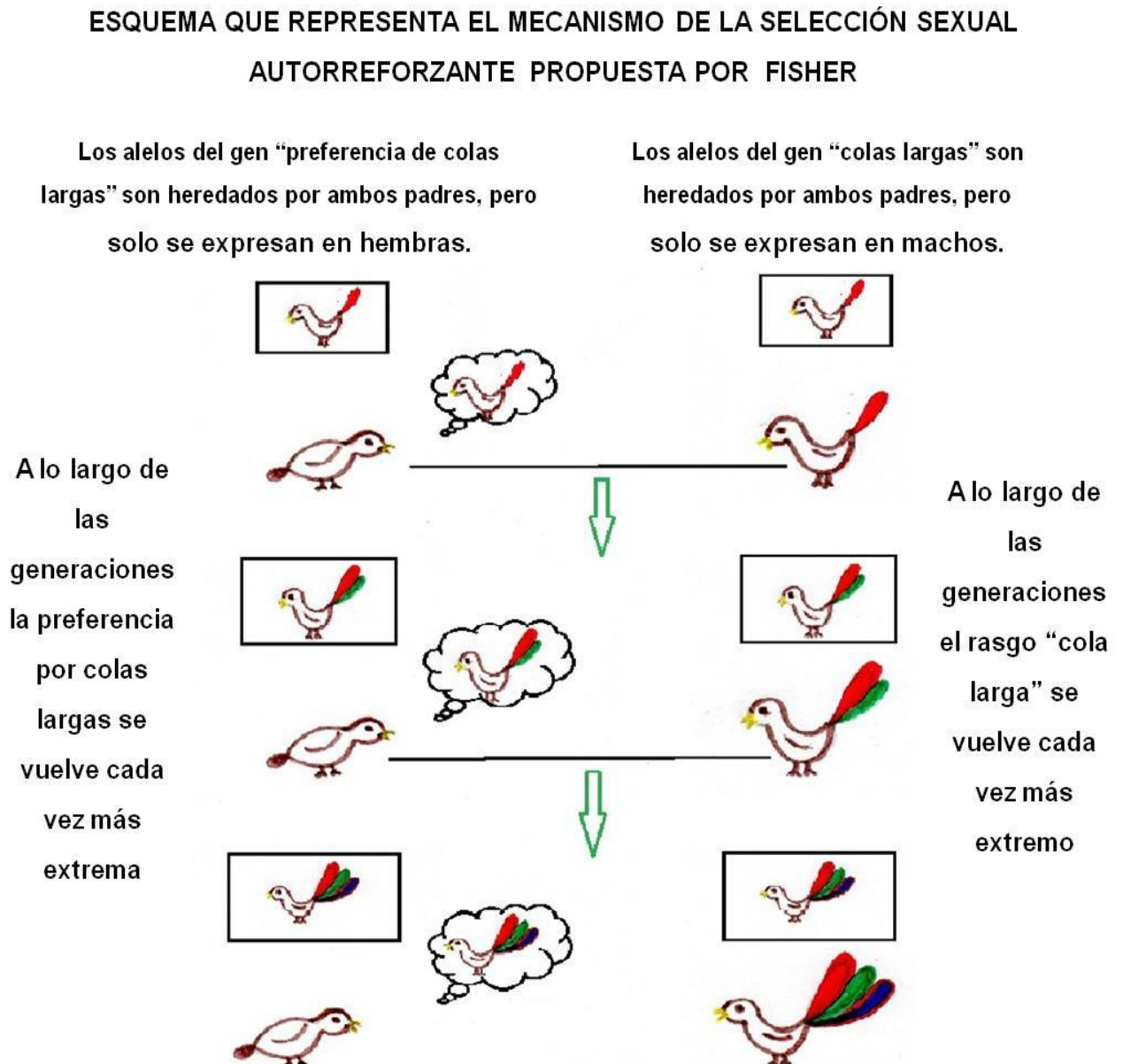


Figura 3.6: Modelo de selección sexual autorreforzante (*Fisherian runaway selection*), que asume que la preferencia sexual en hembras y la ornamentación de los machos tiene una base genética, y que la heredabilidad ligada al sexo de los mismos posibilitará que tanto la preferencia como los caracteres sexuales conspicuos pasen a los hijos, conduciendo a una co-evolución por retroalimentación positiva (Imagen de la autora).

3.4.3- Beneficios indirectos: Modelo de buenos genes

Propuesto en la década de 1970 por el biólogo evolutivo Amotz Zahavi (**Figura 3.7**), este modelo plantea que las características sexuales secundarias de los machos son representativas de la calidad genética subyacente. De esta manera, los rasgos conspicuos son preferidos porque indican alta calidad heredable.

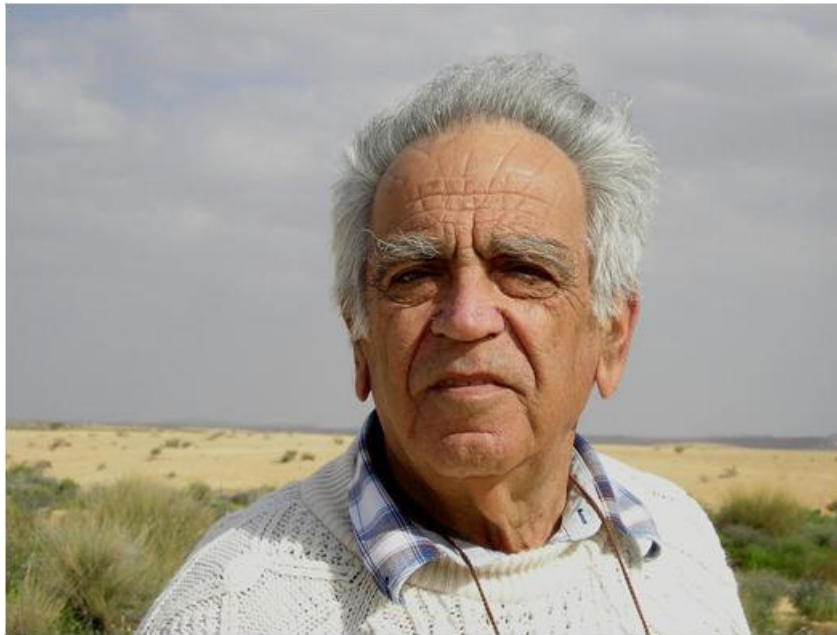


Figura 3.7: Amotz Zahavi, nacido en la ciudad de Petah Tikva, Israel, en el año 1928. Conocido principalmente por enunciar el Principio de handicap, que explica la evolución de características morfológicas o comportamentales que parecen oponerse a la evolución darwiniana, ya que reducirían la probabilidad de supervivencia de los individuos que los portan. Evolucionando por selección sexual (intersexual), estas características actúan como señales del estatus del individuo. Zahavi desarrolló esta teoría junto a la de señalización honesta, en la cual la selección favorecería señales de alto coste, que no pueden ser utilizadas para engañar a la posible pareja. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia de Wikimedia Commons, extraída de <https://www.nzz.ch/wissenschaft/nachruf-zum-tod-des-israelischen-biologen-amotz-zahavi-ld.1294995>

Los beneficios para las hembras son indirectos: su descendencia (tanto machos como hembras), adquiriría genes que codifican rasgos de alta calidad.

Zahavi predijo que las características de los machos deberían ser:

- **Honestas:** transmitir información precisa
- **Extravagantes:** difíciles de producir y costosas en algún sentido.

Este modelo se halla relacionado al balance entre la supervivencia y la reproducción, más que puramente asociados a la atracción sexual (**Figura 3.8**).

Modelo de Buenos Genes

	Características de los machos	Buena calidad genética	Mala calidad genética
	Cola y penacho cortos	Sobreviven **	Sobreviven *
	Cola y penacho largos	Sobreviven ***	No sobreviven

* Valoración de la aptitud

Figura 3.8: Modelo de buenos genes, relacionado al balance entre la supervivencia y la reproducción, más que puramente asociados a la atracción sexual (Imagen de la autora).

Según este modelo, si las hembras eligen machos con características sexuales secundarias llamativas, ellas garantizarían buenos genes a su descendencia; por el contrario, si eligen machos con características normales (en el sentido que no se exceden o sobresalen), las hembras pueden obtener tanto genes buenos como malos para su descendencia.

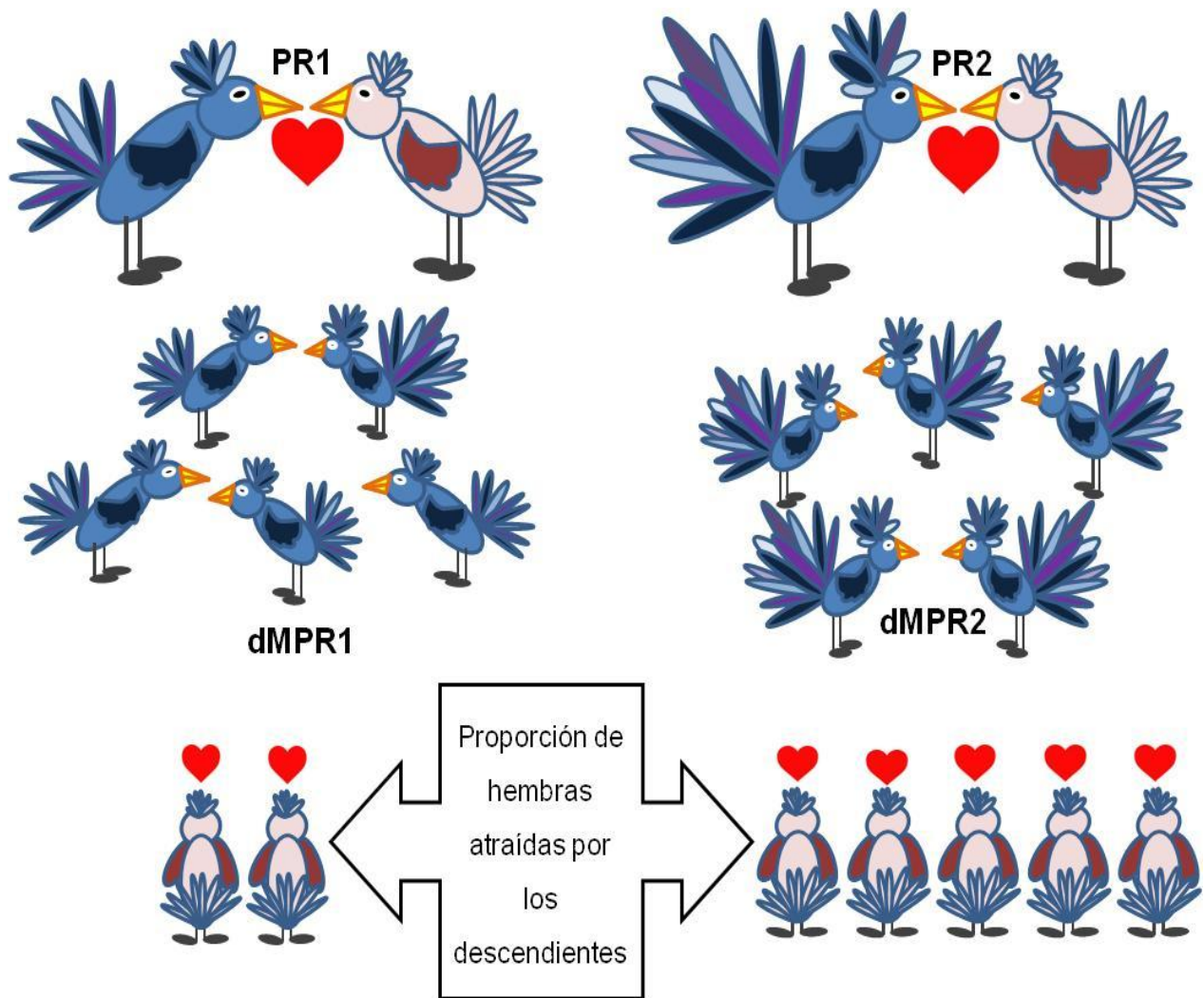


Figura 3.9: Situación hipotética en la cual se muestra cómo la presencia de caracteres sexuales conspicuos de los machos se extendería en la población a través del éxito reproductivo diferencial de aquellos machos que los portan. **PR1**: pareja reproductiva 1; **PR2**: pareja reproductiva 2; **DmPR1**: descendientes de la PR1; **DmPR2**: descendientes de la PR1 (Imagen de la autora).

En la **figura 3.9** se presenta una situación hipotética en la cual se muestra cómo la presencia de caracteres sexuales conspicuos de los machos se extendería en la población a través del éxito reproductivo diferencial de aquellos machos que los portan. En la situación hipotética planteada las características sexuales secundarias

masculinas seleccionadas son la longitud de la cola y del penacho, y el éxito reproductivo solo se muestra en relación a los machos. En esta situación, si las hembras eligen machos con colas y penachos cortos (PR1) pueden obtener tanto genes buenos como malos para su descendencia (DmPR1); por el contrario, si eligen machos con largas colas y penachos (PR2) ellas garantizarían buenos genes a su descendencia (DmPR2).

3.4.4- Beneficios indirectos: Modelo de hándicap, o de desventajas

Este modelo, conocido como el “Principio de handicap”, también fue propuesto por Zahavi (1975, 1977) y Zahavi y Zahavi (1997), cinco años más tarde que la teoría de la señalización honesta (modelo de buenos genes, mediado por selección natural y selección sexual).

El modelo de hándicap explica que la evolución de características sexuales secundarias, tanto morfológicas como comportamentales, pareciera contravenir ciertos principios de la evolución por selección natural, ya que su expresión reduciría la eficacia biológica darwiniana, perjudicando al individuo que los porta. Dicho en pocas palabras, estas características conspicuas serían desventajosas respecto a las probabilidades de sobrevivencia del individuo que las porta (handicap). No obstante, evolucionando por selección sexual, éstos actuarían como señales claras del estatus del individuo, aumentando la probabilidad de atraer a potenciales parejas reproductivas.

Zahavi desarrolló este modelo bajo la hipótesis que la selección sexual favorecería la evolución de “señales” de altos costos, puesto que estas no podrían engañar a potenciales parejas. Entre otras cosas estipula que solo los individuos de mayor calidad pueden producir características conspicuas que le impliquen minusvalías, impedimentos u estorbos.

Este modelo expresa que la estrategia de elección de pareja en relación al hándicap se basa fundamentalmente en que: *i)* la magnitud de la desventaja expuesta a las potenciales parejas reproductivas está relacionada con la calidad del individuo

que la manifiesta; **ii)** todos los individuos pueden presentar desventajas, pero solo los individuos de mayor calidad sobreviven a la inversión.

De este modo, considera a la desventaja (rasgo sexualmente eficaz pero que disminuye la sobrevivencia del individuo) como una “prueba” impuesta al individuo. Por ejemplo, un macho con un carácter sexual conspicuo es un individuo que ha superado la prueba de haber sobrevivido hasta alcanzar la madurez sexual pese a portar dicho rasgo; una hembra que seleccione para su apareamiento a un macho que posee tal carácter, rechazando a otro que no lo posea, en realidad está discriminando entre un macho que ha pasado la prueba, de otro que no la ha aprobado (Zahavi 1975, 1977; Zahavi y Zahavi 1997). La elección, por parte de una hembra, de un macho con caracteres sexuales conspicuos que disminuyan su probabilidad de sobrevivencia, aumentará su éxito reproductivo al producir descendencia de alta calidad (**Figura 2.10**).

Modelo de de Hándicap, o de desventajas



	Cola y penacho cortos (Sin Desventaja: baratos de mantener)	Sobreviven y se reproducen
	Cola y penacho largos (Con Desventaja: costosos de mantener)	Sobreviven y se reproducen, produciendo descendientes de alta calidad

Figura 3.10: Modelo de Hándicap, o de desventajas, relacionado al balance entre la supervivencia y la reproducción (Imagen de la autora).

En la **figura 3.11** se muestran dos machos; uno de ellos con un carácter sexual de alto costo (mayor longitud y vistosidad de la cola y del penacho), y otro con un carácter sexual de bajo costo (menor longitud y vistosidad de la cola y del penacho). En la figura se representa una situación en la cual la exhibición de los caracteres sexuales conspicuos desventajosos realmente demuestra la capacidad del individuo de llegar a la meta (sobrevivir y reproducirse), a pesar del obstáculo que estos representan.

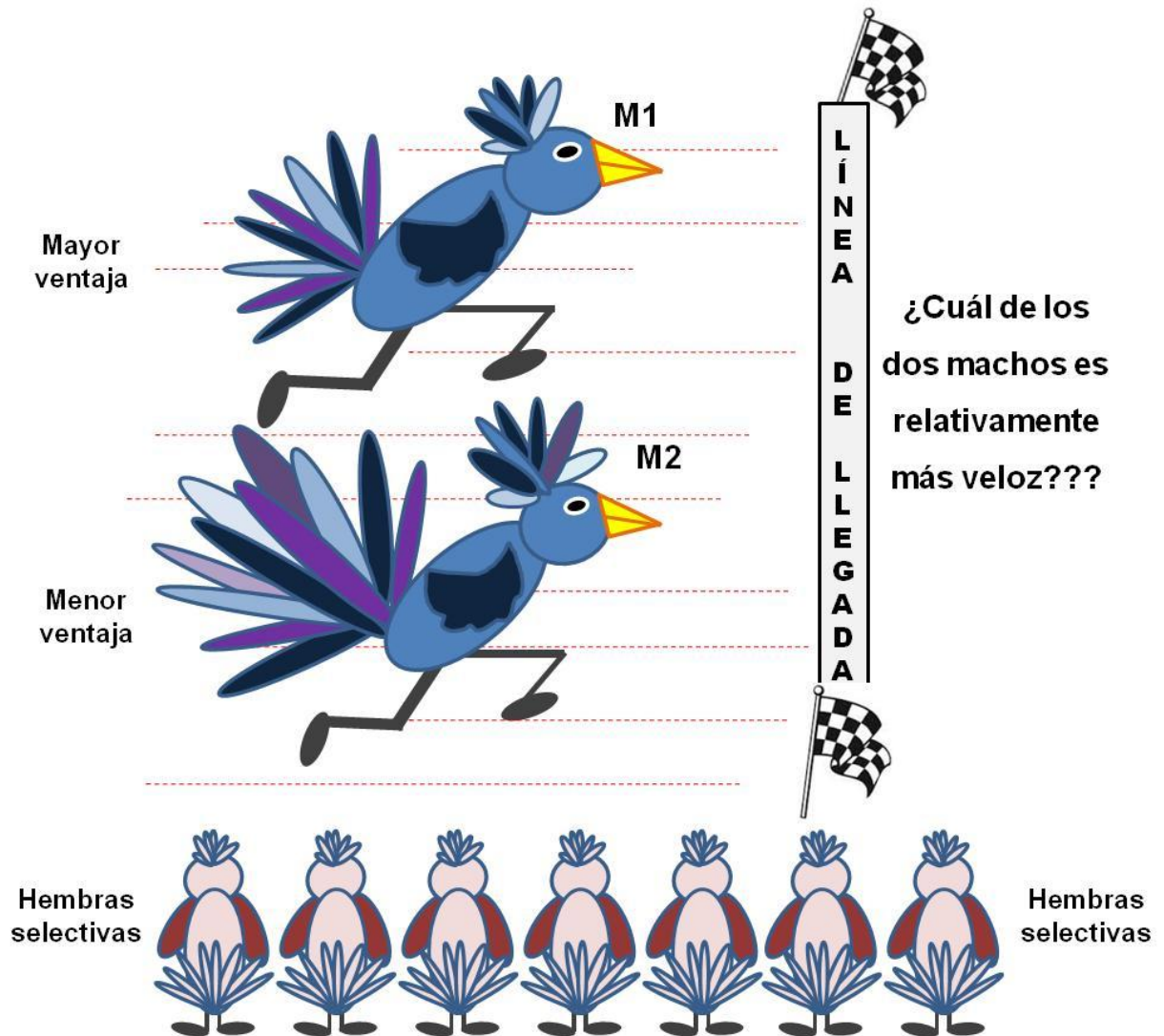


Figura 3.11: Modelo de hándicap, o de desventajas. La exhibición de caracteres sexuales conspicuos desventajosos en machos, exponen en comparación con aquellos que no los presentan, la capacidad de los individuos de llegar a la meta, a pesar del obstáculo que estos representan (Imagen de la autora).

3.4.5- Beneficios indirectos: Modelo de resistencia a los parásitos

Basándose en que los efectos negativos de los parásitos constituyen un componente ecológico muy importante que afecta la eficacia biológica de los animales portadores, Hamilton y Zuk (1982) propusieron que la presión por conseguir parejas reproductivas libres de parásitos (con información genética para la resistencia a ser infectados), se considera un importante componente de la selección sexual (Hamilton y Zuk 1982). Estos autores propusieron que una de las informaciones más importantes que pueden transmitir las señales sexuales es el nivel de infección por parásitos (beneficio directo: evitar el contagio), o la inmunocompetencia del emisor (beneficio indirecto: capacidad genética individual heredable de protegerse de los parásitos). De este modo, el costo de las características producidas por los machos indicarían su resistencia, y las hembras preferirían aquellos machos con menores cargas de parásitos.

Los caracteres ornamentales son más susceptibles al estrés ambiental que los caracteres morfológicos ordinarios, ya que estarían siendo afectados por una intensa selección sexual direccional que desestabilizaría el genoma (Møller y Pomiankowski 1993). Por lo tanto, las hembras que escogen machos simétricos estarían seleccionando machos con buenos genes.

Uno de los métodos más utilizados para medir la inestabilidad del desarrollo de los individuos es la asimetría fluctuante, considerada como un indicador útil de la respuesta de los individuos expuestos al estrés ambiental y/o genético (Palmer y Strobeck 1986; Leary y Allendorf 1989). La asimetría fluctuante se define como desviaciones pequeñas y aleatorias de rasgos perfectamente simétricos bilaterales (Palmer y Strobeck 1986). Debido a que tanto el estrés ambiental como el genético parecen aumentar la asimetría fluctuante, esta se ha

estudiado ampliamente en muchos contextos ecológicos y evolutivos (Palmer 1994; Leung y Forbes 1997; Polak y Taylor 2007). La asimetría de caracteres morfológicos puede ser el resultado de factores ambientales tales como la deficiencia alimentaria, la infección de parásitos o la presencia de patógenos. Los individuos afectados por estos factores no solo presentan un mayor grado de asimetría, sino también una menor fortaleza y longevidad. Sólo los individuos capaces de soportar el estrés ambiental imperante pueden producir caracteres simétricos (Balmford et al. 1993; Evan 1993; Møller y Cuervo 2003).

Este patrón se predice porque si el tamaño del carácter es proporcional a los costos de la producción de este carácter, entonces sólo los individuos de alta calidad serían capaces de producir caracteres sexuales simétricos (Tomkins y Simmons 1998, 2003; Møller y Cuervo 2003) (**Recuadro 3.1**).

Møller (1991, 1993, 1994), en estudios realizados en la golondrina de los graneros (*Hirundo rustica*), ofrece resultados claramente detallados, y específicamente relacionados con los cuatro supuestos que deberían ser probados para poder aceptar la hipótesis de selección de pareja por resistencia a los parásitos.

Estos supuestos son:

- 1) Los parásitos reducen la eficacia darwiniana del hospedador.
- 2) La resistencia a los parásitos es genética.
- 3) La resistencia a los parásitos está indicada por el mayor desarrollo de ornamentos sexuales, y su mantenimiento en condiciones saludables.
- 4) Las hembras prefieren a los machos con las señales sexuales más elaboradas.

Hirundo rustica es una especie monógama, con escaso dimorfismo sexual, en la cual existe una fuerte competencia intra-sexual entre machos (despliegue alar y de las plumas de la cola durante de cortejo), por oportunidades de apareamientos tempranos (mayor disponibilidad de alimento, mejor ubicación de sitios de nidificación, mayor probabilidad de criar mayor cantidad de camadas al año). En estudios experimentales que incluyeron la manipulación de caracteres morfológicos de la cola y las alas (longitud total, área de manchas de plumaje blanco, simetría), Møller (1991, 1993, 1994) encontró que las hembras prefieren machos con colas largas con extensas manchas blancas, y con alas y colas simétricas (**Figura 3.12**). Para comprobar que esta preferencia por un determinado fenotipo de pareja sexual se correspondía con el modelo indirecto de la resistencia a los parásitos, Møller puso a prueba las cuatro supuestos mencionados más arriba.

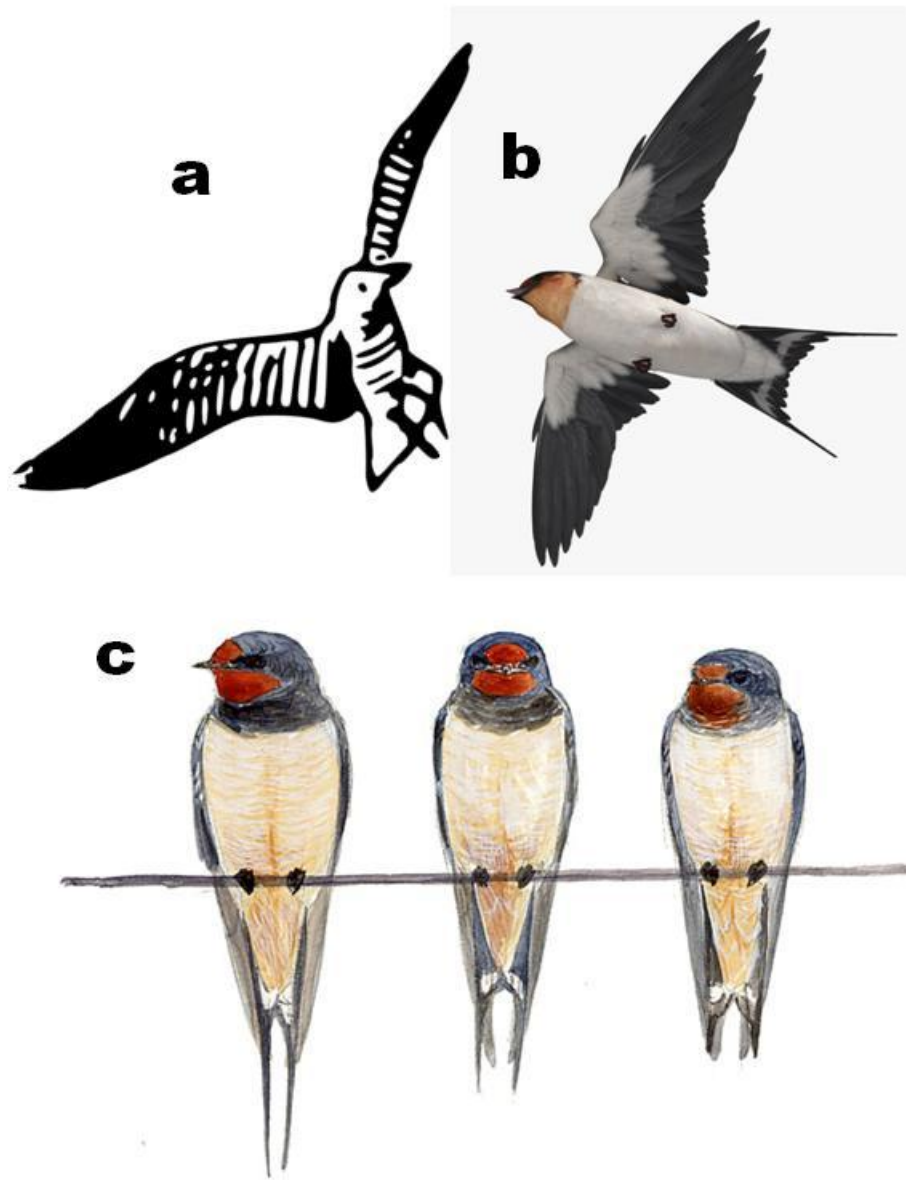


Figura 3.12: Imagen de machos de golondrina de los graneros, *Hirundo rustica*, exhibiendo diferentes estados de caracteres exomorfológicos relacionados con la selección de pareja por parte de las hembras: manchas asimétricas (a) y simétricas (b) de plumas blancas en la cara inferior de las alas, y diferentes longitudes de colas (c). Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencias CC0 Creative Commons, extraídas de <https://pixabay.com/es/gaviota-ave-que-vuelan-océano-40261/>, y <https://pixabay.com/es/gaviota-gaviota-argénte-ave-vuelo-30846/>.

Así, en primer lugar, Møller comprobó que el parásito hematófago *Ornithonyssus bursa*, una especie de ácaro que infesta específicamente a las aves (acaríasis), afecta tanto a los adultos como a los pichones de *Hirundo rustica*. Este ácaro vive en los nidos de las aves donde desarrolla su ciclo vital y es responsable de la menor sobrevivencia de los adultos y sus crías (primer supuesto). En segundo lugar, realizó experimentos de intercambio de pichones a partir de los cuales demostró que la carga de parásitos de un pichón estaba correlacionada con la de sus padres, pero no con la de los padres adoptivos (segundo supuesto). A continuación Møller observó que en las poblaciones de *Hirundo rustica*, concurren machos con diferentes estados de las manchas de plumas blancas ubicadas en la cara inferior de sus colas y alas. Los estados de las mismas varían de muy pequeñas y asimétricas, a muy extensas y simétricas. Debido a que los ácaros prefieren las plumas blancas, la presencia de manchas blancas extensas (sin daños producidos por los parásitos), indicarían la calidad del macho. Así, la extensión y simetría de las manchas de plumas blancas de un macho señalaría su grado de resistencia al parasitismo. Por último, demostró que existe una relación positiva entre el tamaño de las manchas blancas y el número de descendientes producidos por temporada.

Resumiendo, el éxito reproductivo de los machos de *Hirundo rustica* se encuentra relacionado con la longitud de su cola y con la extensión y simetría de las manchas de plumas blancas situadas en la cara inferior de sus alas y cola. Aquellos machos con colas más largas, y extensas y simétricas áreas de plumas blancas serían los más elegidos por las hembras. Los machos que exhiben estos caracteres más atractivos para el sexo opuesto (**Figura 3.13**), son generalmente más longevos y más resistentes a las enfermedades. Así, las hembras que los seleccionaran para el apareamiento obtendrían una ventaja reproductiva indirecta, ya que colas más largas, y áreas de plumas blancas extensas y simétricas son indicadores de la superioridad genética del macho, aumentando la sobrevivencia y éxito reproductivo de los descendientes que este produjera. Debido a que los piojos aviares prefieren las plumas blancas, la presencia de estas grandes manchas blancas sin daños producidos por los parásitos ofrecen un indicio de la calidad reproductiva de un individuo; existe una

relación positiva entre el tamaño de las manchas y el número de descendientes producidos por temporada reproductiva (Møller y Tegelstrom 1997; Saino et al. 2003).



Figura 3.13: Imagen de macho de golondrina de los graneros, *Hirundo rustica*, exhibiendo caracteres indicadores de su alta calidad genética, tales como: cola larga, y extensas y simétricas áreas de plumas blancas en la cara inferior de sus alas y cola. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencias CC0 Creative Commons, extraída de https://es.wikipedia.org/wiki/Hirundo_rustica.

Recuadro 3.1- Los rasgos sexuales secundarios están muy extendidos entre los taxones poligínicos y se encuentran entre las clases de rasgos animales que evolucionan más rápidamente (Andersson 1994). Debido a que tienden a ser fisiológicamente costosos de producir y mantener, el grado de expresión de los rasgos sexuales utilizados en el cortejo y la competencia por apareamiento permiten reflejar la calidad genética de un individuo (Johnstone 1995). Un importante aspecto de los caracteres sexuales secundarios es su nivel de simetría (Thornhill y Møller 1998). El nivel de asimetría fluctuante en rasgos que deberían ser simétricos refleja la calidad de los individuos (su estabilidad en el desarrollo o capacidad para desarrollar el fenotipo

simétrico codificado en su genotipo), y según Møller (1992), Fiske y Amundsen (1997) y (Møller y Swaddle 1997), los machos con en caracteres sexuales secundarios más simétricos serían preferentemente seleccionados por las hembras al momento de elegir pareja reproductiva.

La asimetría fluctuante (AF) es utilizada para comparar los niveles de inestabilidad del desarrollo en poblaciones sometidas a factores de estrés ambiental Pankakoski et al. 1992; Parsons 1992; Hoffmann y Woods 2003. Varios autores han propuesto que las desviaciones de la simetría bilateral perfecta (AF), en características sexuales secundarios pueden ser un indicador especialmente sensible de la calidad genética, debido a que la AF revelaría una inestabilidad del desarrollo (Van Valen 1962; Møller y Pomiankowski 1993; Tomkins y Simmons 2003). La estabilidad del desarrollo (ED) se define como la capacidad de un organismo para producir un fenotipo predeterminado por un diseño corporal adaptativo bajo un conjunto de condiciones genéticas y ambientales específicas (Waddington 1942). Así, la ED refiere a las capacidades intrínsecas de un individuo para resistir accidentes y perturbaciones durante su crecimiento y desarrollo (Clarke 1998; Auffray et al.1999). Por el contrario, si la capacidad para amortiguar el efecto de las perturbaciones sobre el desarrollo estuviera comprometida se produciría una inestabilidad del desarrollo (Van Valen 1962; Auffray et al.1999). Klingenberg (2003), Nijhout y Davidowitz (2003) y Van Dongen (2006), denominan inestabilidad del desarrollo (ID) a la tendencia de un sistema del desarrollo para producir cambios morfológicos en respuesta a perturbaciones aleatorias.

Con respecto al rol de la AF en la selección sexual, este aun está siendo debatido. Por un lado, la controversia proviene de asumir el atractivo intuitivo de la simetría como un "certificado de salud" (Møller y Swaddle 1997), y por otro, de la inconsistencia entre los estudios sobre las consecuencias de la "buena forma física" y las bases genéticas de la AF (Leamy y Klingenberg 2005; Van Dongen 2006). Así, a pesar de que la AF continúa ocupando posiciones destacadas en la formulación de hipótesis de selección sexual (Watson y Thornhill 1994; Møller y Cuervo 2003), algunos autores sostienen que las cuestiones sobre la heredabilidad de la AF, y la importancia de la covarianza entre la AF y el desarrollo del rasgo sexual secundario conspicuo, todavía no han sido adecuadamente resueltas (Simmons et al., 1995; Fuller y Houle 2003; Polak y Starmer

2005; Van Dongen 2006). Sin embargo, una conclusión sólida que ha surgido de estudios en humanos, y en algunas especies de insectos, peces y aves, es que la AF es un predictor fiable de éxito de apareamiento (Brown et al. 2005; Gross et al. 2007; Rhodes y Simmons 2007). Sin embargo, las razones biológicas de por qué la AF predice el éxito sexual en algunas especies pero no en otras, siguen siendo prácticamente desconocidas (Møller y Thornhill 1998; Møller y Cuervo 2003; Swaddle 1999).

Una explicación general puede ser que la mayoría de las especies y poblaciones simplemente no alberguen suficiente variación ED/ID como para mantener a la selección sexual mediada por la AF (Gibson y Wagner 2000; Houle 2000). Por lo tanto, es más probable que exista una relación entre AF y éxito de apareamiento en poblaciones con alta variabilidad en AF en rasgos particulares debido a factores desestabilizadores ambientales y / o genéticos, lo cual permitiría revelar diferencias ID entre individuos. Por otro lado, las anomalías morfológicas que ocurren en baja frecuencia en una población, también son una expresión de ID (Graham et al., 1993, Hoyme 1993, Jones 2006). Esto es porque, al igual que la AF, se cree que una AM es un producto de accidentes aleatorios de desarrollo dentro de la trayectoria de desarrollo de un rasgo particular. No obstante, mientras que se ha predicho un vínculo entre AM y selección sexual (Møller y Thornhill 1998), aún no se ha demostrado tal relación (Polak y Taylor 2007).

En un estudio de golondrinas de granero (*Hirundo rustica*) en Chernobyl, Ucrania, Møller (1993) encontró que los machos con morfología aberrante (plumas externas de la cola enredadas y muy poco coloridas) se reprodujeron más tarde en la temporada de cría, lo que sugiere que las hembras habrían evitado a estos machos. Sin embargo, este fenotipo aberrante parece ser causado por una mutación resultante de la exposición a la radiación y ligada al sexo, más que a una inestabilidad del desarrollo. Esta presunción parecería estar apoyada por los resultados obtenidos por Oleksyk et al. (2004) en un estudio llevado a cabo en Ucrania para determinar si la AF en el tamaño y la forma del cráneo de *Apodemus flavicollis*, una especie de pequeño roedor que habita los bosques que rodean a la central nuclear de Chernobyl, se hallaba afectada por los niveles de contaminación. Para ello Oleksyk et al. (2004) muestrearon dos poblaciones

de *A flavicollis*, provenientes de dos áreas situadas dentro de la zona de exclusión de Chernobyl a distancias crecientes del cuarto reactor que explotara el 26 de abril de 1986 (10 y 30 Km respectivamente). Las poblaciones de control se encontraban en un área mucho más alejada, por fuera de la zona de exclusión, y con ausencia de radiación. Estos autores encontraron que la asimetría era mucho mayor en las poblaciones contaminadas radiactivamente, cercanas al cuarto reactor de Chernobyl, en comparación con aquellas de control, tanto para el tamaño como para la forma del cráneo.



La zona de exclusión de Chernóbil fue establecida rápidamente tras la explosión, ocurrida el 26 de abril de 1986, del cuarto bloque de la central nuclear de Chernóbil, situada a 120 km de la capital de Ucrania - Kiev, para evacuar a la población local y evitar el ingreso de personas. El área cercana al lugar del desastre fue dividida en 4 zonas concéntricas, de las cuales la cuarta (la más cercana, en un radio de 30 km) es la más peligrosa por sus niveles de contaminación radiactiva. Imagen sin restricción, extraída de: <https://pixabay.com/es/pripyat-chernobyl-1366163/>

3.4.6- Beneficios indirectos: Modelo de Sesgo sensorial o de explotación sensorial

El modelo de explotación sensorial (*sensory exploitation*), fue propuesto por Ryan y Rand (1993 a,b) y enfatiza la modificación evolutiva de las señales del emisor en respuesta a características previas del sistema sensorial del receptor.

De esta manera, este modelo propone que la preferencia de las hembras por un cierto carácter del emisor ha evolucionado previamente y en un contexto ajeno a los apareamientos, pero luego esta preferencia es explotada por el sexo opuesto con el fin de obtener más oportunidades de apareamientos.

1. En un principio la preferencia surge como producto de la selección natural sobre sus sistemas sensoriales, y conduce a respuestas diferenciales a determinados tipos de estímulos.
2. En el sexo competitivo evolucionan rasgos que explotan el sesgo sensorial que el sexo selectivo ya posee.

.....o sea que, la preferencia de las hembras es anterior al desarrollo del carácter estimulante del macho.

Un buen ejemplo de este modelo lo ofrecen Ryan et al. (1990 a,b), quienes encontraron que en las hembras de la rana Túngara, *Physalaemus pustulosus* (Lynch 1970), (actualmente *Engystomops pustulosus*, Cope 1864) (**Figura 3.14**), las propiedades de su sistema auditivo influyen en la preferencia de sus parejas de apareamiento (Ryan 1985, 1988), un posible mecanismo de selección intersexual es que las hembras son más sensibles a las señales de cortejo masculino que se desvían de la media de la población.



Figura 3.14: Macho y hembra de *Engystomops pustulosus* apareándose. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia Creative Commons Atribución 2.0 Genérica, extraída de https://wiki2.org/es/Archivo:Physalaemus_pustulosus01_jpg. Autor de la imagen: Brian Gratwicke.

Los machos de esta especie emiten dos tipos diferentes de cantos de sujeción de hembras: cantos simples (CS), y cantos complejos de baja frecuencia (CC), identificados como “chucks”. Además, los machos de gran tamaño, que poseen sacos vocales más grandes, son los que emiten cantos de baja frecuencia del CC, y los que presentan una mayor tasa de fertilización.

En las hembras de *Engystomops pustulosus*, la afinación de la papila basilar está sesgada hacia frecuencias más bajas que el promedio en la porción “chuck” de la llamada de los machos, lo que explicaría su preferencia por las frecuencia más baja de los “chucks” producidos por los machos más grandes. Así, cuanto menor la frecuencia del canto, mayor la preferencia de la hembra (Ryan et al. 1990a; Rand et al. 1992). Esto es lo mismo que expresar que, a menor diferencia sexual en el tamaño corporal, mayor preferencia de las hembras por un determinado macho.

En un estudio realizado por Ryan y Rand (1993 a,b), y debido a que ellos no encontraron diferencia alguna entre la afinación del canto de *P. pustulosus* y *P. coloradum* (una especie filogenéticamente cercana en la que los machos nunca desarrollaron la capacidad de producir “chuck” de baja frecuencia), se demostró que la capacidad de las hembras de captar o sintonizar bajas frecuencias evolucionó antes de

la evolución del canto complejo de baja frecuencia (“chucks”) de los machos (**Figura 2.15**). De esta manera, los autores concluyen que el “chuck” no jugó ningún rol en la evolución de la preferencia de las hembras por ese rasgo, que esta ocurrió por selección sexual por explotación sensorial, y no por selección sexual desbocada y selección natural.

Análisis filogenéticos indican que la preferencia de las hembras de la rana túngara (*Physalemus pustulosus*) precede al rasgo del macho (Figura 2.15). En todas las especies del grupo las hembras prefieren el “chuck”, pero solo los machos de dos especies (*P. petersisy* y *P. pustulosus*) lo producen (**Figura 3.13**). Asumiendo que, por el Principio de Parsimonia, es más probable que haya aparecido el “chuck” en dos especies a que se haya perdido en tres, se considera que la preferencia de las hembras existía antes de que apareciera el carácter en los machos, y que el carácter se ha originado a partir del mayor éxito reproductivo de aquellos machos que explotaron esa preferencia preexistente de las hembras, determinada por un sesgo sensorial de su sistema auditivo (Ryan y Rand 1993 a,b).

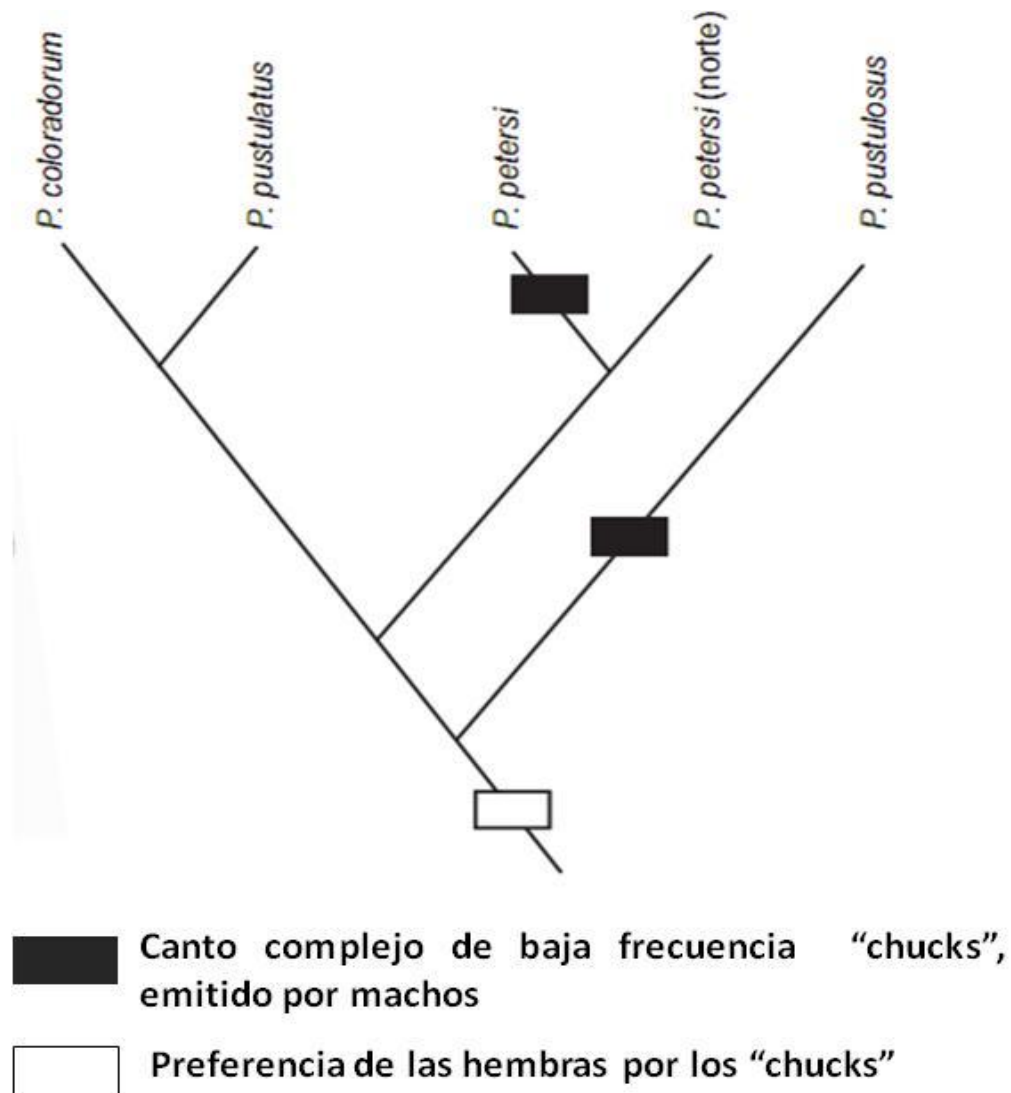


Figura 3.15: Árbol filogenético o cladograma, a partir del cual se puede observar que la preferencia de las hembras de la rana túngara, *Physalemus pustulosus*, (actualmente *Engystomops pustulosus*, Cope 1864) precede a la evolución del canto complejo de baja frecuencia “chucks”, emitido por los machos de este grupo de ranas americanas (Ryan y Rand 1993 a,b).

El principio de parsimonia (Edwards y Cavalli-Sforza, 1963, 1964) es el criterio metodológico adoptado por el cladismo para decidir, en un análisis filogenético que presenta

incongruencias entre los caracteres, cuál de los cladogramas posibles, el llamado árbol más corto, constituye la reconstrucción más probable que es representativa de la filogenia del grupo. El principio de parsimonia sostiene que la explicación más simple es preferible a las más complejas, es decir, aquella que requiera un menor número de cambios evolutivos, permitiendo tanto las reversiones como las convergencias de los caracteres. Así, este principio minimiza el número de pasos en las transformaciones evolutivas de un carácter. Este principio no sólo es de aplicación en análisis cladistas (Camin y Sokal, 1965) sino también en análisis de distancias en la taxonomía numérica (Cavalli-Sforza y Edwards, 1967).

3.4.7- Modelo de seducción antagónica o selección por resistencia (*Chase-Away Selection*).

Este modelo también conocido como coevolución antagónica, fue propuesto por Holland y Rice (1998). Resumidamente, el mecanismo de selección intersexual Chase-away, postula que algunos rasgos de los machos que atraen a las hembras podrían ser desventajosos para ellas, por ejemplo persuadiéndola de aparearse con una frecuencia o en un momento que sea perjudicial para ella. En respuesta a esto, las hembras desarrollarían una resistencia al rasgo, que más tarde se vería superada por una versión exagerada del rasgo resistido. Esta sucesión de: *i)* origen de un rasgo masculino inicial atractivo pero perjudicial para las hembras (por recombinación o mutación), *ii)* evolución de la resistencia al rasgo por parte de la hembras, *iii)* evolución

de la exageración del rasgo masculinos, aumentando su valor de atracción para las hembras, iv) evolución de la resistencia al nuevo rasgo por parte de la hembras, conduciría a una coevolución antagónica.

Específicamente, Holland y Rice (1998) propusieron que:

- a) Las hembras poseen un sesgo sensorial pre-existente que es explotado exitosamente por aquellos machos en los cuales ha surgido ese determinado rasgo atractivo (*explotación sensorial*).
- b) El rasgo que incrementa el éxito reproductivo del macho "sobre-estimula" a las hembras, induciéndolas a apareamientos inconvenientes para ellas (demasiado frecuentes -*aumento de su tasa de apareamiento por encima de su óptimo*-, fuera del momento o lugar ideal, alteración hormonal por el fluido seminal, toxicidad del fluido seminal, aumento de probabilidad de predación y parasitismo, escasa provisión de beneficios directos, etc.).

Según West-Eberhard (2004), este rasgo sexual secundario, que surge como un sub-producto "accidental" que coincide con el sesgo sensorial ya existente en hembras, crea una trampa sensorial que manipula el comportamiento de las hembras en beneficio del macho. Así, la clave del proceso sería que, el fitness de las hembras declina cuando se exponen a machos con rasgos realzados que no representan el beneficio que reflejan (perciben una mejor cualificación del macho de la que realmente este posee); es por eso que el umbral de preferencia de las hembras debería aumentar (la selección favorece la resistencia de la hembra hacia dicho rasgo). Este proceso de resistencia conduce a la evolución de rasgos más exagerados en los machos.

Un carácter sexual secundario conspicuo de machos, propuesto como un posible ejemplo de Chase-away selection, es el de la cola del pavo real (**Figura 3.16**).

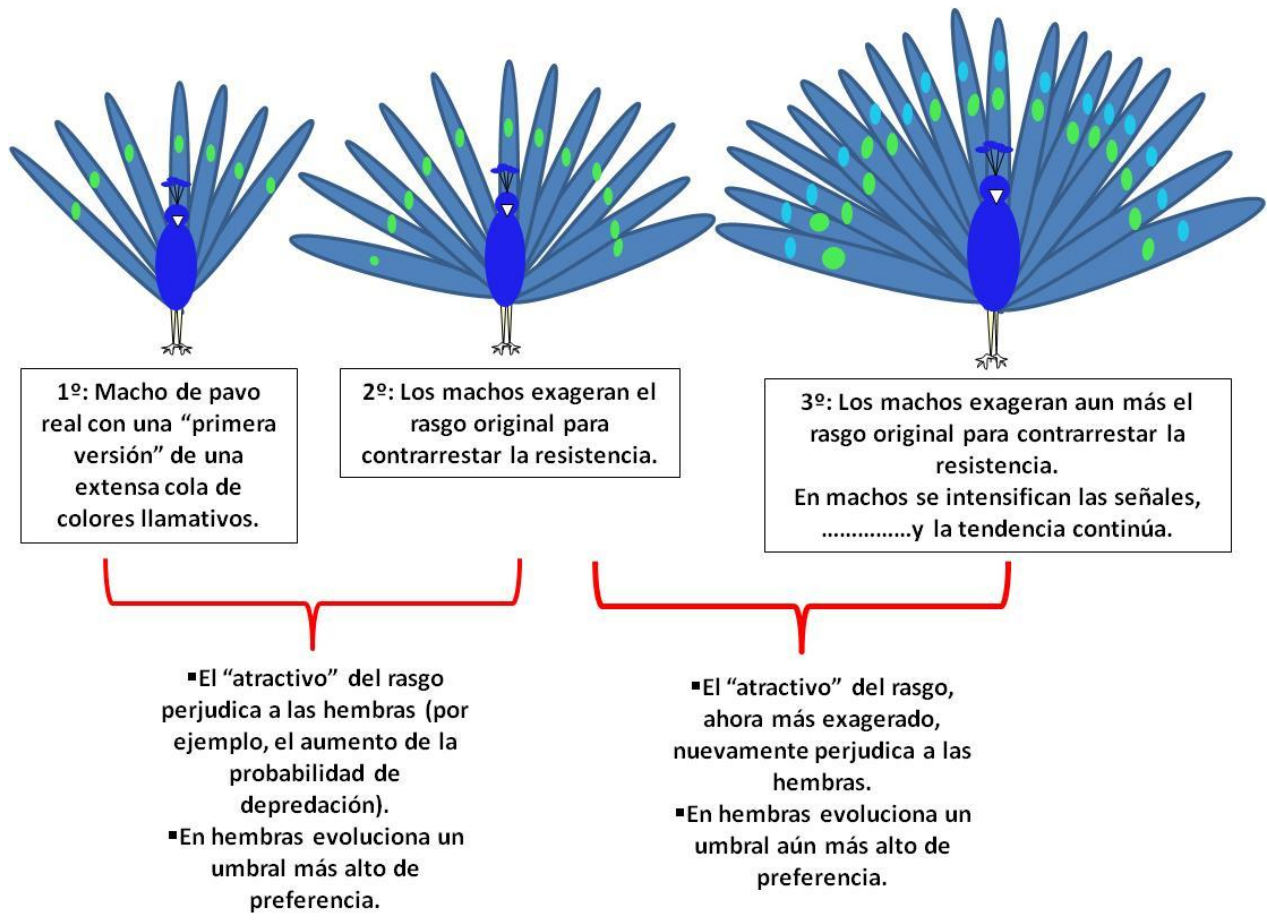


Figura 3.16: Esquema que muestra el mecanismo del proceso evolutivo de selección intersexual por seducción antagónica o selección por resistencia, utilizando la cola del macho de pavo real (*Pavo cristatus*) como carácter sexual secundario conspicuo evolucionado a través de Chase-Away Selection). En la selección sexual por seducción antagónica o selección por resistencia, a medida que aumenta el éxito reproductivo de los machos, disminuye el fitness de las hembras; es una coevolución antagónica entre machos y hembras. (Imagen de la autora).

Sin embargo, Yorzinski et al. (2013), en un trabajo publicado en el Journal of Experimental Biology (216:3035-3046), encontró que las hembras de pavo real (*Pavo cristatus*) no muestran claras preferencias por caracteres altamente conspicuos de los machos (**Figura 3.17**).



Figura 3.17: Macho de pavo real (*Pavo cristatus*). Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencias CC0 Creative Commons, extraída de <https://pixabay.com/es/peacock-wilhelma-stuttgart-alemania-942036/>

Rosenthal y Servedio (1999) propusieron el mecanismo de la evolución de la resistencia en hembras, el cual se muestra en las **figura 3.18 a y b**. Además, estos autores concluyen las siguientes consecuencias de este mecanismo:

- ✓ Los machos están continuamente presionados por selección sexual para incrementar la magnitud del rasgo que induce a las hembras a aparearse con ellos por debajo de su óptimo.
- ✓ Las hembras están continuamente seleccionadas para la resistencia al rasgo masculino, más que para la atracción hacia el carácter que las estimula para el apareamiento.

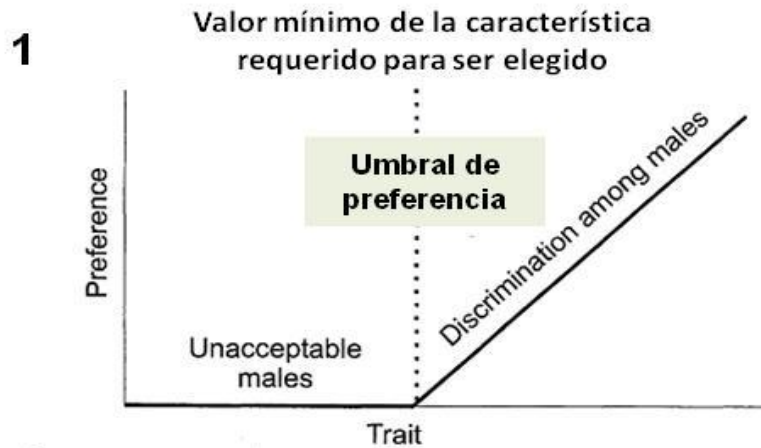


FIG. 1. Preference function for a hypothetical trait. Females will not mate with males whose traits lie below a certain threshold and will prefer males with increasing trait values above the threshold. This is an “absolute preference function” sensu Wagner (1998). The y-axis shows female response to single presentations of males.

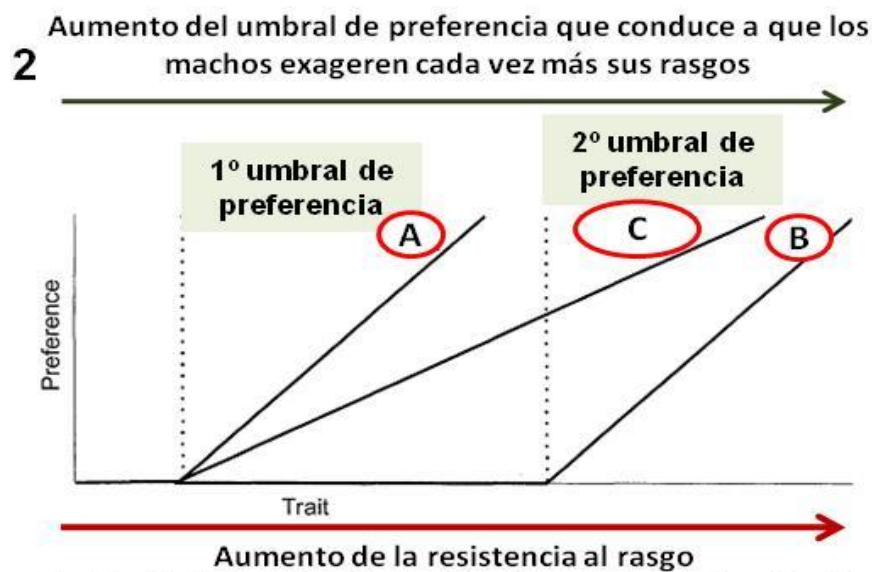


FIG. 2. Evolution of preference functions. A change from A to B involves a change in threshold (“resistance,” dotted line); a change from A to C involves only a change in slope (discrimination among mates). Empirical studies of preference evolution are consistent with the latter.

Figura 3.18a: Mecanismo de la evolución de la resistencia en hembras (1 y 2), incluido en el modelo de selección intersexual por seducción antagónica o selección por resistencia. Imagen modificada por la autora de este libro, a partir de la original presentada por Rosenthal y Servedio (1999).

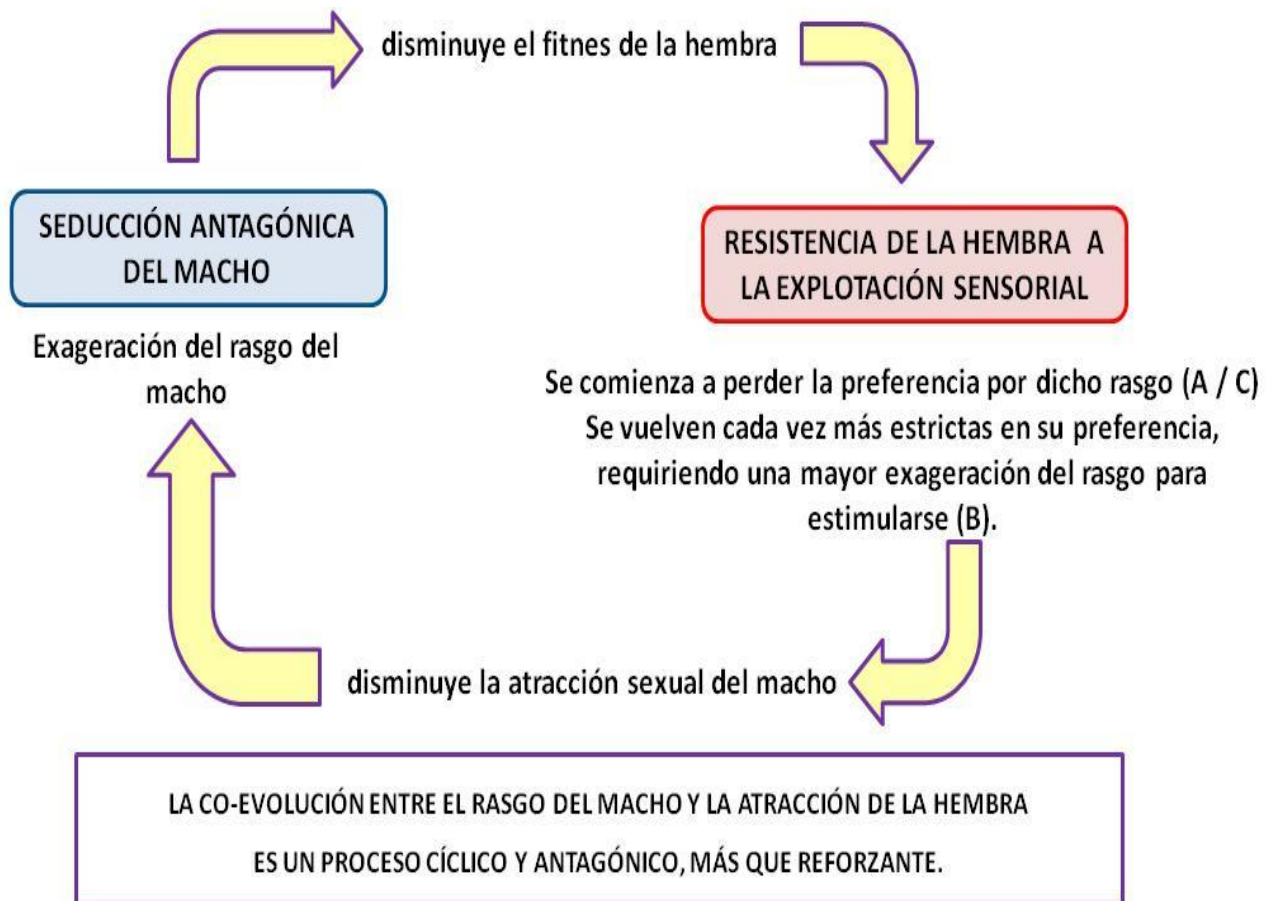


Figura 3.18b: Mecanismo de la evolución de la resistencia en hembras, incluido en el modelo de selección intersexual por seducción antagónica o selección por resistencia; A y C representan el primero y el segundo umbral de preferencia de la hembra; ver **Figura 3.18a** (Imagen de la autora).

3.5- MODELOS NO-GENÉTICOS

3.5.1- Aprendizaje o Impronta Sexual (*Sexual imprinting*)

Este es un tipo de comportamiento de aprendizaje por el cual los juveniles aprenden a reconocer rasgos atractivos del sexo opuesto. Se requiere la impronta sexual para el reconocimiento de co-específicos vecinos, de manera tal que mediante la selección de compañeros de apareamiento que sean ligeramente diferentes, el individuo sea capaz de lograr un equilibrio óptimo entre la endogamia y la exogamia. En muchos vertebrados los padres proporcionan, a través del proceso de aprendizaje de "impronta sexual", el modelo de la preferencia sexual posterior.

Bateson (1966, 1978, 1979 a,b) y Bateson et al. (1980) realizaron numerosos estudios relacionados al efecto de la experiencia temprana sobre la preferencia sexual y la óptima exogamia. Entre otros temas, y como un ejemplo de evitación de endogamia demostraron que los machos de codorniz japonesa (*Coturnix coturnix japonica*) se aparean preferentemente con hembras con plumaje levemente diferente al plumaje de aquellas con las cuales estuvieron expuestos en la primera infancia. No obstante, ante la opción de aparearse con hembras con plumaje similar al de aquellas con las cuales convivieron en la primera infancia o con hembras que exhiben un plumaje extremadamente poco familiar, los machos prefieren el primer tipo de hembra.

Por otro lado, y como un ejemplo de experiencia temprana sobre la preferencia de apareamiento, Witte y Sawka (2003) demostraron experimentalmente en el pinzón cebrado (*Taeniopygia guttata*) (**Figura 2.19**), que las hembras que se criaron junto a un padre con un rasgo distintivo (una pluma roja adjunta a la cabeza) prefirieron aparearse con machos con ese rasgo.



Figura 3.19: Macho adulto de pinzón cebra (*Taeniopygia guttata*). Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia CC0 Creative Commons, extraída de: <https://pixabay.com/es/aves-peque%C3%B1os-colorido-pinz%C3%B3n-1619983/>

Por otra parte, Swaddle et al. (2005), establecieron experimentalmente que, a una edad temprana y a partir de la información visual disponible en su población de origen, las hembras adultas de pinzones cebra desarrollan preferencias sexuales por ciertas características de machos de la población. Así, Swaddle et al. (2005), investigaron si, a través de su experiencia social previa, las hembras *T. guttata* adquieren preferencias sexuales por machos particulares y para un rasgo generalizado en los machos (bandas de color en el rostro y patas).

Para ello, las hembras estudiadas observaron machos en dos condiciones experimentales simultáneas: 1º experimento: condición de emparejamiento heterosexual; 2º experimento: condición de emparejamiento homosexual (macho-macho). Luego de transcurridas dos semanas de observación de machos en las dos condiciones, las hembras prefirieron significativamente aquellos machos individuales que habían sido apareados con otra hembra; en el segundo experimento, las hembras prefirieron significativamente a machos no utilizados en el estudio (machos “nuevos”),

que presentaban el mismo patrón de color que los machos que participaron en la primera condición (parejas heterosexuales). Estos hallazgos son consistentes con la conclusión que las preferencias de pareja de las hembras de pinzones cebras son afectadas por la información visual disponible en la población y que las preferencias de pareja pueden generalizarse rápidamente a través de las poblaciones por mecanismos sociales.

Konrad Lorenz (**Figura 3.20**), también demostró que las experiencias tempranas afectan las preferencias de apareamiento en aves.

Konrad Lorenz fue un zoólogo austríaco, nacido el 7 de noviembre de 1903 en Viena, Austria, y fallecido el 27 de febrero de 1989 en Altenburg, Alemania). Fue el fundador de la etología moderna, ya que abordó el estudio del comportamiento animal mediante métodos comparativos. Sus resultados contribuyeron a la comprensión de la evolución de los patrones de comportamiento. También destacaron sus investigaciones sobre la agresión y el comportamiento de aprendizaje (Lorenz 1950, 1966; Lorenz y Leyhausen 1985).

Además, Lorenz (1972), describió el comportamiento de aprendizaje en patos y gansos juveniles y observó que poco después de la eclosión, los pichones pueden seguir tanto a sus padres reales, como a padres a "adoptivos". Este proceso se denomina impronta o troquelado (*imprinting*).

La impronta es un tipo de aprendizaje que ocurre en una edad particular, o en una etapa de la vida específica, es rápido y aparentemente independiente de sus consecuencias.

Lorenz demostró cómo los pichones de gansos seguían el primer estímulo móvil (estímulos visuales y auditivos del objeto principal), que veían dentro de lo que llamó un "período crítico", entre las 13 y las 16 horas después de la eclosión.

Konrad Lorenz compartió el Premio Nobel de Fisiología o Medicina en 1973 con Karl von Frisch y Nikolaas Tinbergen.



Figura 3.20: El etólogo austriaco Konrad Lorenz siendo seguido por gansos silvestres juveniles (*Anser anser*), 1960. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencias de *Nina Leen—Time Life Pictures/Getty Images*, <https://www.britannica.com/biography/Konrad-Lorenz>

3.5.2- Copia de elección de pareja (*Mate Choice Copying*)

Este modelo de elección de pareja ocurre cuando la probabilidad de que un individuo ("observador") se aparee con un individuo en particular ("objetivo"), aumenta o disminuye en base a la observación de una interacción sexual previa entre el "objetivo" y otro individuo. De este modo, las hembras están influenciadas por elecciones de parejas realizadas previamente por otras hembras (la observación de la elección de un macho por parte de otra hembra experimentada le permitirá discernir rasgos de calidad del macho). No obstante, las hembras pueden incurrir en copias correctas o incorrectas, cuyo resultado afectará su éxito reproductivo.

- i)* Copias correctas (elecciones ventajosas): la elección copiada conducirá a un aumento en el ER.
- i)* Copias incorrectas (elecciones desventajosas): las copiadoras podrían copiar la elección de hembras que no han evaluado cuidadosamente las características del macho (copiaron una mala elección).

En varias especies de primates, las hembras emiten llamadas fuertes y distintivas durante el apareamiento. Estudios realizados en el macaco de Gibraltar (*Macaca sylvanus*) (**Figura 3.21**), Pfefferle et al. (2008) demostraron que durante la cópula, las vocalizaciones realizadas por las hembras durante la eyaculación difieren de aquellas realizadas durante cópulas no eyaculatorias, proporcionando información valiosa sobre la calidad del macho y el resultado del apareamiento a las hembras oyentes



Figura 3.21: Macaco de Gibraltar (*Macaca sylvanus*). Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia CC0 Creative Commons, extraída de <https://pixabay.com/es/macaca-sylvanus-monos-animales-3004349/>

3.6- ELECCIÓN DE MACHO EN RELACIÓN A SU JERARQUÍA DE DOMINANCIA

Este tipo de elección ocurre típicamente en aquellos sistemas de apareamiento en los cuales no todos los machos participarían de la reproducción, y en los cuales la selección sexual intrasexual es intensa. En general, este modo es típico de grupos reproductivos de un solo macho dominante, y sus resultados conducen a un acceso diferencial a hembras receptivas, al desplazamiento de rivales y la supresión fisiológica de la reproducción de otros machos. Así, el establecimiento de jerarquías de dominancia entre machos ocurre cuando el número de competidores por acceso al apareamiento es elevado (alta tasa de interacción intra-sexual).

Los Individuos dominantes son aquellos competitivamente superiores a sus rivales; se puede definir la dominancia de un individuo sobre la base de los resultados

de sus encuentros agonísticos. Por otra parte, los individuos dominantes mantienen su prioridad de acceso a los recursos bajo varios contextos.

Así, la condición de dominancia usualmente se refiere a la prioridad de un individuo por el acceso a recursos como resultado de interacciones agonísticas directas previas (Drews 1993). De este modo, los Individuos dominantes serán competitivamente superiores, excluyendo a sus rivales del acceso a parejas o a recursos cruciales para la reproducción, a través del desplazamiento de sus contrincantes (Dewsbury 1982a).

En mamíferos, los olores desempeñan un rol fundamental en la mediación de las interacciones reproductivas ya que, entre otros, pueden afectar la madurez reproductiva de individuos juveniles, la sincronización o la inhibición del estrógeno entre las hembras, la culminación a término de la preñez, los niveles hormonales y la espermatogénesis (Bruce 1959, 1965; Eisenberg y Kleiman 1972; Johnston 1983; Brown 1979, 1985; Ferkin et al. 1994; Krucsek 1994). En roedores, y en otros grupos de mamíferos, la marcación odorífica puede realizarse mediante la deposición de orina, heces, el frotado de la región anogenital, y/o la deposición de olores producidos por glándulas odoríficas especializadas (Johnston et al. 1993; Rich y Hurst 1999). La comunicación olfativa, al ofrecer información sobre coespecíficos en relación a la edad, sexo, estado reproductivo, jerarquía de dominancia, posesión de un territorio, etc., desempeña un papel clave en la mediación de la conducta sexual, desde el reconocimiento del sexo opuesto hasta en la evaluación de la idoneidad de los diferentes individuos como potenciales parejas (Krucsek 1997; Rich y Hurst 1998, 1999; Thomas 2002; Thomas y Wolff 2002; Hurst 2009).

Las señales usadas en contextos de competencia intrasexual entre machos informan sobre el estatus de dominancia del emisor (Martín et al. 2007), es decir, su agresividad o habilidad de lucha, mientras que las señales usadas para la elección de pareja informan sobre diferentes características “beneficiosas” del emisor o bien de su localización (Andersson 1994). El contenido concreto de información puede ser muy variado (Dawkins y Guilford 1991) y dependerá de las características ambientales (Welch 2003). Así, las características sociales determinarán si las señales informan

sobre el estatus de dominancia de los machos o de otros factores (Qvarnström y Forsgren 1998; Wong y Candolin 2005).

Las jerarquías de dominancia pueden basarse en:

- Edad (Tamaño de los dientes; Patrones de coloración; Experiencia) **(Figura 3.22).**
- Tamaño corporal relativo
- Habilidad para pelear
- Presencia de señales de capacidad de lucha
- Agresividad



Figura 3.22: Gorila de montaña (*Gorilla beringei beringei*). Los machos maduros sexualmente típicamente presentan caninos largos y el lomo plateado; el macho dominante es el que determina la dinámica general del grupo social. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia CC0 Creative Commons, extraída de <https://pixabay.com/es/plata-de-nuevo-gorila-masculina-707327/>

Cabe señalar que la agresividad por sí misma no establece la condición de dominancia de un individuo; esta se adquiere a través de interacciones agresivas que con el tiempo se vuelven menos frecuentes al hacerse menos necesarias (condición establecida como resultado de experiencia adquirida en encuentros previos entre los mismos oponentes y que confiere prioridad sobre el acceso a recursos).

La dominancia es uno de los atributos individuales asociados con el éxito de apareamiento más estudiado entre los mamíferos. Los individuos de alto rango, los machos en la mayoría de las especies de mamíferos, obtienen acceso diferenciado al apareamiento a través de la competencia intrasexual o de la elección por parte de hembras. Esto resulta en un éxito reproductivo desproporcionado entre los machos de la población (Dewsbury 1982a, b). En general, un macho que ostente una alta jerarquía de dominancia, estaría brindando información sobre ciertas aptitudes, tales como, buena condición de salud, buen contrincante, buena pareja sexual, buen monopolizador de recursos, entre otras.

No obstante, si bien todas ellas son características importantes al momento del apareamiento, no siempre aseguran su elección por parte de la hembra (**Figura 3. 23**). Por ejemplo, si el cuidado paternal es importante para la cría exitosa de la descendencia producida, y el macho dominante no necesariamente proveerá mejor cuidado parental que los perdedores, una hembra aumentará su éxito reproductivo si selecciona un macho que sea un “buen padre”, y ocasionalmente preferirá un macho subordinado (**Figura 3. 23**).

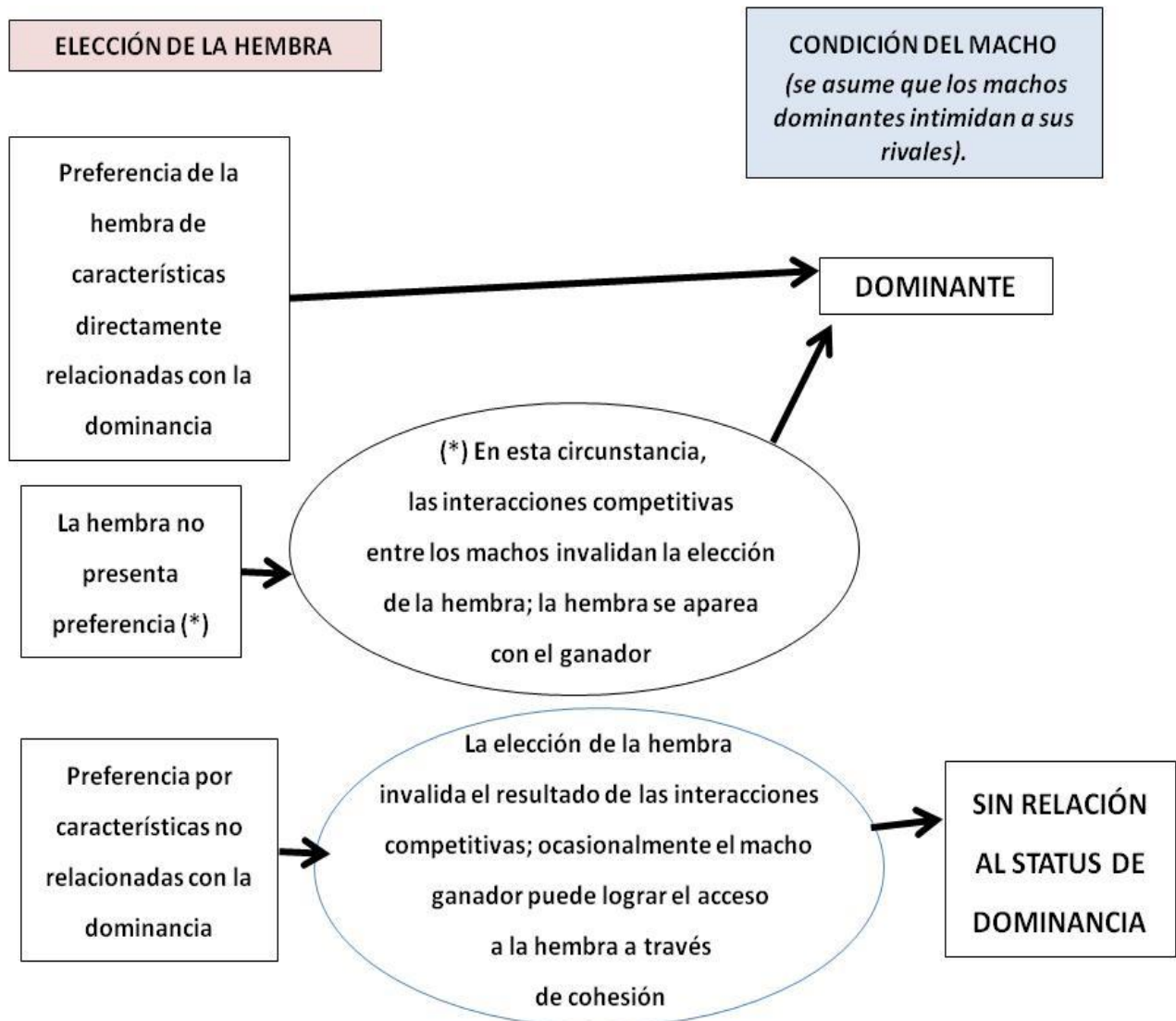


Figura 3. 23: Elección de la hembra en relación a sus preferencias particulares, y a la condición de dominancia del macho. Las flechas indican qué tipo de macho logró acceder al apareamiento (Imagen de la autora)..

3.7- SELECCIÓN DE PAREJA POST-APAREAMIENTO, O ELECCIÓN CRÍPTICA DE HEMBRAS.

Hasta aquí se asumió que todos los apareamientos son equivalentes, y que el éxito reproductivo, tanto de machos como de hembras, se podría estimar a través de la contabilización de cópulas obtenidas. No obstante, que una hembra acepte aparearse con un determinado macho no significa necesariamente que lo acepte como padre de sus crías.

La selección sexual es una poderosa fuerza evolutiva que selecciona características que aumentan la probabilidad de éxito reproductivo en aquellos individuos que las exhiben. Antes de la cópula, la selección sexual puede ocurrir a través de dos mecanismos: la selección intrasexual, o competencia entre individuos del mismo sexo (generalmente los machos) para acceder a parejas de apareamiento del sexo opuesto, y la selección intersexual, o la selección de pareja (típicamente la elección de machos por parte de las hembras). Cuando las hembras son sexualmente promiscuas y se aparean con múltiples machos (que en las especies animales es más la regla que la excepción), estos dos mecanismos tienen el potencial de también continuar después de la cópula: selección intrasexual como competencia espermática (Parker 1970; Birkhead y Møller 1998), y selección intersexual como elección críptica de hembras (Eberhard 1996; Birkhead y Pizzari 2002). El término “críptica” se aplica porque esta forma de elección de pareja reproductiva puede ser difícil de observar (por ejemplo, cuando se produce dentro del tracto reproductivo femenino), y también difícil de cuantificar, ya que las medidas clásicas de éxito reproductivo tal como el “éxito de apareamiento”, no son aplicables en este caso (Eberhard 1996; Birkhead y Pizzari 2002).

Darwin no pudo apreciar que la competencia entre machos y la selección de pareja por parte de las hembras pudieran continuar después de que hubiese comenzado la cópula, y menos cuando esta hubiera concluido. Darwin omitió el hecho que no todas las cópulas dan como resultado la inseminación, y que no todas las inseminaciones resultan en la fertilización de los óvulos de la hembra. Así, no evaluó la

importancia de que cualquier estrategia exhibida por los machos, que al aumentar la probabilidad de que sus cópulas condujeran a la fertilización de las gametas femeninas, le otorgara una ventaja en la competencia con otros machos que se apareasen con la misma hembra. Sin embargo, esta omisión por parte de Darwin es menos comprensible que la de concebir una elección post-cópula por parte de las hembras.

Ya cuando Darwin (1871) propuso los mecanismos de selección sexual, el más resistido por sus pares fue el mecanismo que implicaba una elección activa de pareja por parte de las hembras; en una sociedad inglesa victoriana, en la cual las mujeres pertenecientes a la clase alta (nobleza), o a la alta burguesía, típicamente no participaban en la elección de sus propio esposos, que a partir del momento en que contraían matrimonio perdían todo derecho sobre sus rentas, propiedades y sobre sus propios cuerpos, donde sus opiniones no eran consideradas, sus lecturas controladas, y que básicamente sus actividades, supervisadas por los varones de la familia, se limitaban a los lugares privados (Scott 1982; Thompson 1988; Charlot y Marx 1993), aceptar que las hembras tuvieran un rol activo en la selección de su pareja reproductiva era muy difícil de aceptar. De esta manera, es totalmente comprensible que Darwin no hubiera siquiera evaluado la posibilidad de que las hembras pudieran continuar eligiendo su pareja reproductiva después de la cópula.

No fue hasta 99 años después de la publicación del libro de Darwin "*The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*" (1871), que Geoff Parker advirtió a los biólogos sobre la importancia evolutiva de los procesos que ocurren después que el macho haya logrado el acoplamiento genital o apareamiento. Parker (1970) observó que estos mecanismos, al igual que los pre-copulatorios destacados por Darwin, podían resultar en la selección sexual de un macho en especial, al afectar su éxito en la competencia con otros machos. La competencia espermática, o sea, la acción directa del comportamiento de un macho o de su esperma sobre otro macho o su esperma, fue rápidamente aceptada como una fuerza evolutiva potencialmente importante después de la publicación del artículo pionero de Parker "*Sperm competition and its evolutionary consequences*" (1970).

En la **Tabla 3.1** se presentan algunos ejemplos de mecanismos de selección sexual post-copulatorio en machos, o competencia espermática, en distintas especies animales.

Tabla 3.1: Algunos ejemplos de mecanismos utilizados por los machos en la competencia espermática.

1.	Diluir el esperma de los machos que accedieron a la cópula antes que ellos con su propia eyaculación voluminosa. Esta táctica es muy común en aquellas especies de vertebrados, donde el tamaño de los testículos (y por lo tanto el tamaño de la eyaculación) se correlaciona con el grado de poliandria femenina (apareamientos con múltiples machos en un mismo evento de reproductivo). (Parker 1977; Harcourt et al. 1981; Birkhead y Møller 1992)
2.	Exhibición de rasgos conductuales que le permitan prevalecer en la competencia espermática que incluyen la transferencia de eyaculados más grandes cuando hay más machos en las proximidades de la hembra (Gage y Baker 1991).
3.	Efectuar cópulas de "represalia" o "desquite" cuando la hembra con la que se apareó copula posteriormente con otro macho (Birkhead y Møller 1992)
4.	Tácticas relacionadas con la variabilidad en la cantidad, motilidad y morfología de los propios espermatozoides (Birkhead et al. 1999; Gage y Morrow 2003; Gage et al 2004)
5.	Táctica relacionada con la variabilidad en la cantidad y en la motilidad y morfología de los propios espermatozoides, los cuales al interactuar y unirse con los espermatozoides de un macho que copuló previamente alcanzan un desplazamiento más vigoroso (Pizzari y Foster 2008).
6.	Utilización de sus propios genitales o espermatóforo para desplazar físicamente a los espermatozoides de machos anteriores y que aún están presentes en la hembra (Waage 1979; Gack y Peschke 1994; Simmons 2001).
7.	Exhibición de estrategias defensivas que conduzcan a reducir el riesgo de competencia para su propio esperma, protegiendo a la hembra de la cópula con machos adicionales (quedándose con ella después de la cópula -comportamiento de vigilancia de la pareja-, tapando físicamente sus genitales, etc.), o inducirla a un comportamiento no receptivo. (Storey y French 1995; Schubert et al. 2009; Yokoi et al. 2016).
8.	Mecanismos competitivos que incluyen el esperma "kamikaze", que mata o incapacita el esperma de otros machos (Baker y Bellis 1988).

Por otra parte, Eberhard (2009) propuso que también existen estrategias post-copulatorias en las hembras, equivalentes a las luchas previas entre machos y a la elección de pareja por parte de hembras, propuestas por Darwin. Si una hembra copula con más de un macho, y si uno de estos machos fuera mejor que otros en el proceso de eliminar o desplazar los espermatozoides depositados en el tracto femenino por esos otros machos en cópulas previas, este macho tendrá mayor probabilidad de fecundar a la hembra, produciendo más descendencia que los otros (Parker 1970; Waage 1979; Birkhead y Møller 1992; Eberhard 1996).

En el año 1996, William Eberhard propuso que las hembras pueden convertirse en un factor de selección muy importante después de la cópula (o durante la misma), ejerciendo el control sobre los procesos de fertilización, denominado “elección críptica de hembras” (**Cuadro 3.4**). No obstante, aunque es indiscutible que las hembras tienen un gran potencial para sesgar la paternidad en la etapa post-copulatoria, debido a la complejidad en la obtención de evidencia la elección críptica de hembras es la menos estudiada de los procesos a través de los cuales puede tener lugar la selección sexual (en comparación con los numerosos estudios sobre competencia espermática), fehaciente (Andersson y Simmons 2006; Birkhead et al. 2009; Eberhard 2009).

SELECCIÓN SEXUAL		
Darwin		
Antes de la cópula	Selección de macho por parte de las hembras	Competencia entre machos por el acceso a hembras
Después de Darwin		
Durante y después de la cópula	Competencia espermática	SELECCIÓN CRÍPTICA DE HEMBRAS

Cuadro 3.4: Mecanismo de la selección sexual previos a la cópula propuestos por Darwin, y mecanismos posteriores a la cópula propuestos por Parker (1970), quien expresó que la selección intrasexual puede continuar luego (o durante), del apareamiento a través de la competencia espermática, y por Eberhard (1996) quién planteó la elección críptica de hembras.

Debido a que estos eventos se llevan a cabo en el interior del cuerpo de la hembra, donde ella tiene el control de gran parte de lo que sucede, la elección de pareja por parte de la hembra parecería a priori más importante después de la cópula que aquella llevada a cabo antes de la cópula (Simmons 2001; Hosken y Stockley 2004). Según Eberhard (1996), la elección críptica de las hembras incluye mecanismos por los cuales estas pueden alterar su propio proceso reproductivo en respuesta a la cópula, manipulando así su resultado. Además, la elección críptica ha sido propuesta como mecanismo de la rápida evolución de complejas genitalias en machos, especialmente en especies de insectos y entre ellos, particularmente en coleópteros (mecanismo de especiación simpátrica) (Shapiro y Porter 1989; Hosken y Stockley 2004; Minder et al. 2005; Eberhard 2006). Eberhard (1996) describió numerosos

mecanismos (comportamentales, fisiológicos, etc.) por los cuales la hembra puede sesgar la probabilidad de fecundación por parte de los machos con los cuales se apareó: los machos capaces de desencadenar una respuesta positiva por parte de las hembras son favorecidos, y aquellos que desencadenaran una respuesta negativa no participarían de su fecundación. De esta manera, la selección sexual después del apareamiento puede exagerar el resultado de la selección sexual antes del apareamiento (**Cuadro 3.5**).

SELECCIÓN INTRASEXUAL POST-CÓPULA		SELECCIÓN INTERSEXUAL POST-CÓPULA
ESPECIE	COMPETENCIA ESPERMÁTICA	ELECCIÓN CRÍPTICA
Escarabajo castaño, <i>Tribolium castaneum</i>	Mientras copula estimula a la hembra frotando sus patas sobre sus alas conduciendo a un aumento de la probabilidad de fertilización.	Responde aumentando la cantidad de huevos puestos a continuación, 0 Responde resistiendo las manipulaciones.
<i>Algunas otras especies de coleópteros</i>	Estimulan una serie de centros nerviosos de la hembra a través de la frotación con su órgano copulador, patas, o antenas, durante la cópula.	Esta estimulación contrae los músculos que controlan el tracto reproductor de la hembra, conduciendo a que los espermatozoides obtenidos de cópulas anteriores se desplacen y solo permanezcan los del macho actual.

Cuadro 3.5: Mecanismos de competencia espermática y diferentes respuestas en relación a la elección críptica en hembras de especies de insectos.

En la **Tabla 3.2** se presentan algunos ejemplos de procesos controlados por las hembras de diferentes especies, y que aumentan las probabilidades de que un determinado macho engendre a su descendencia (elección críptica de hembras) (Eberhard 2009).

Tabla 3.2: Procesos que aumentan las posibilidades de que un determinado macho engendre a su descendencia.

1.	Impedir el apareamiento a otro macho inmediatamente después de la cópula con un macho de alta calidad.
2.	Abstenerse de terminar la cópula prematuramente.
3.	Dejar que la penetración sea lo suficientemente profunda como para permitir la deposición de esperma en el sitio óptimo para almacenamiento o fertilización.
4.	Transporte de esperma a sitios de almacenamiento y fertilización.
5.	Modificar las condiciones internas (por ejemplo, pH) en su tracto reproductivo para reducir las defensas contra la invasión microbiana que mata a los espermatozoides.
6.	Nutrir, o al menos mantener, el esperma vivo en el sitio de almacenamiento.
7.	Abstenerse de descartar el esperma del macho actual.
8.	Descartar el esperma del macho anterior.
9.	Mover el esperma del macho anterior a un sitio donde el macho actual pueda eliminarlos fácilmente.
10.	Acceder a las manipulaciones que realiza el macho durante la cópula y que conducen a la descarga de su espermatóforo.
11.	Incrementar la tasa de crecimiento de huevos todavía inmaduros hasta alcanzar su madurez (vitelogénesis).
12.	Ovular.
13.	Producir huevos con más nutrientes.
14.	Ovipositar todos los huevos maduros disponibles.
15.	Preparar el útero para la implantación del embrión.
16.	Abstenerse de eliminar el tapón copulatorio producido por el macho actual.
17.	Estimular al macho actual para la formación del tapón copulatorio.
18.	Modificar la morfología de su tracto reproductor después de la cópula con el macho actual con el fin de dificultar cópulas posteriores.
19.	Abstenerse de eliminar el espermatóforo antes de que se transfieran todos los espermatozoides.
20.	Abortar cigotos previamente formados.
21.	Abstenerse de abortar cigotos del esperma del macho actual.

22. | Invertir más en el cuidado de la descendencia producida por el macho preferido.

La evidencia acumulada hasta la fecha sobre la elección críptica de hembras ha conducido a revalorizar el papel activo de las hembras en la selección sexual postcópula, a ser cautos al estimar el éxito reproductivo de un macho mediante el conteo de cópulas que obtiene, y a combinar estudios experimentales con observaciones a campo cuando esto sea factible.

CAPÍTULO 4

SISTEMAS, ESTRATEGIAS Y TÁCTICAS DE APAREAMIENTO

4.1- SISTEMAS Y ESTRATEGIAS DE APAREAMIENTO, CONFLICTO SEXUAL, E INVERSIÓN REPRODUCTIVA

Teniendo en cuenta, *i)* las diferencias entre machos y hembras respecto a sus diferentes inversiones en reproducción, *ii)* que el grado de conflicto sexual, o grado de asimetría de intereses, depende de las diferencias en el valor óptimo adaptativo de machos y hembras, *iii)* que la base fundamental del conflicto sexual radica en el potencial que posee uno o ambos miembros de la pareja de beneficiarse a expensas del éxito reproductivo del otro miembro de la pareja, y *iv)* que las diferentes inversiones reproductivas realizadas por cada sexo se evidencian a través de la selección de estrategias sexo-específicas que maximizan su éxito reproductivo a expensas del de su pareja (ver Capítulo 2), es claro que las diferencias de intereses entre sexos, respecto a sus diferentes inversiones en reproducción, constituyen la principal fuerza conductora de la evolución de los sistemas y estrategias de apareamiento (**Cuadro 4.1**).

Así, y dicho de otro modo, las diferentes estrategias de apareamiento reflejan la competencia entre los individuos de una población por las oportunidades de reproducción y por el acceso a los recursos, y surgen debido a que el éxito reproductivo de los individuos usualmente se halla restringido por las actividades de otros miembros

del mismo grupo (Waterman 2007). La mayoría de las relaciones sexuales y sociales generan conflictos de interés entre los individuos de una población (Trivers 1972; Wolff 1985; Clutton-Brock 1989; Davies 1991), y estos conflictos entre sexos son los que conducen la evolución de las diferentes estrategias de apareamiento y comportamientos reproductivos (Alonzo y Warner 2000).

Si el ER de una hembra no depende de la frecuencia de cópula sino de lograr el acceso a recursos necesarios para su reproducción y la sobrevivencia de su descendencia,

... y por otro lado,

el ER de un macho depende del número de hembras que logre fertilizar....

los machos deberían ser capaces de:

- Acceder al mayor número posible de apareamientos
- Estimular a la hembra para maximizar el número de huevos / óvulos producidos mientras su esperma se encuentra en ventaja sobre los eyaculados de otros machos
- Conseguir que su esperma alcance los lugares de almacenamiento y/o fertilización
- Evitar la disminución de su probabilidad de fertilización impidiendo que la hembra se aparee con otros machos

..... a expensas de la hembra *(por propender a su desgaste físico, por proveer el menor cuidado parental posible; etc)*

Cuadro 4.1: Estrategias que propenden al aumento de éxito reproductivo de los machos a expensas de las hembras como un ejemplo de conflicto sexual versus estrategias reproductivas.

La teoría de inversión parental propuesta por Trivers (1972), predice que el sexo que más invierte en reproducción (generalmente las hembras) es el sexo más discriminante en el apareamiento, mientras que el sexo que invierte menos en la descendencia (generalmente los machos) compete por el acceso al más inversor. De esta manera, la competencia entre individuos del sexo menos inversor por apareamientos con el sexo más inversor (uno de los componentes principales del

mecanismo de la selección sexual), es una consecuencia inevitable de la inversión parental diferencial.

Si tenemos en cuenta que la inversión reproductiva de cada progenitor (inversión parental + inversión de apareamiento) es la suma de las inversiones (tiempo y energía) depositadas en la producción de todas las crías producidas durante su vida, las hembras invertirán más en su progenie que los machos (inversión parental), y los machos invertirán más en el acceso a apareamientos que las hembras (inversión de apareamiento). Así, un macho aumentará su éxito reproductivo encontrando y fertilizando el mayor número posible de hembras, mientras que una hembra sólo podrá aumentarlo convirtiendo el alimento en gametas, o en crías. De acuerdo con Trivers (1972), no sería esperable la evolución de la atención de los machos hacia las crías en función que, los recursos que debería proveerles a ellas son los que necesitaría consumir para aumentar su competitividad.

De las siguientes instancias, donde ocurren importantes inversiones reproductivas, la gran mayoría son llevadas a cabo por las hembras.

- I. **Pre-apareamiento** (expresión de caracteres sexuales secundarios, cortejo, hostigamiento sexual, infanticidio, etc).
- II. **Apareamiento** (cópulas forzadas, duración y/o frecuencia de apareamiento, vigilancia de la pareja, número de parejas, etc.).
- III. **Fertilización** (exitosa, traumática /extra-genital, competencia espermática, elección críptica de la hembra, etc.).
- IV. **Inversión parental pre-nacimiento** (cantidad y cuidado de embriones producidos, monopolización de recursos necesarios para las crías por nacer, puesta / parto, etc).
- V. **Inversión parental post-nacimiento** (cuidado parental, estrategias de impedimento/logro de deserción por parte de la pareja reproductiva, estrategias de impedimento/logro de infidelidad, etc.).

Para un mayor desarrollo de esta temática consultar Steinmann (2013) y Steinmann y Bonatto (2015).

4.2- PREDICTORES DE SISTEMAS DE APAREAMIENTO: INTENSIDAD DE LA SELECCIÓN SEXUAL

4.2.1- Potencial ambiental para la poliginia

Emlen y Oring (1977) propusieron dos medidas para cuantificar la intensidad de la selección sexual, y predecir los sistemas de apareamiento de las poblaciones. Estas medidas reflejarían el gradiente entre una monogamia estricta u obligada, y la poliginia (el apareamiento de un macho con varias hembras en el transcurso de un mismo episodio reproductivo que conduce a que sólo una minoría de machos accede a la reproducción).

Una de ellas es el Potencial Ambiental para la Poliginia (PAP), y correspondería al grado en el cual el ambiente social y ecológico de la población permite la monopolización de parejas por parte de los machos. El máximo valor del PAP se daría cuando los recursos fueran abundantes, temporalmente estables y estuvieran espacialmente agrupados, y al mismo tiempo las hembras también tuvieran una distribución agregada, y su receptividad fuera asincrónica en la población. En este escenario, la distribución espacial agrupada de las hembras o de los recursos, y la asincronía en la receptividad de las hembras, permitiría que los machos de la población fueran capaces de monopolizar a unas u a otros a un bajo costo, aun cuando la competencia intrasexual de machos previa a los apareamientos fuese intensa. El bajo costo para los machos estaría representado por la baja inversión en el cuidado parental de sus descendientes. Esto debido a que, en estas circunstancias ambientales el cuidado de las crías por parte de ellos no sería necesaria para la supervivencia de sus crías, o sea, que la ausencia de inversión parental por parte de los machos no afectaría su propio éxito reproductivo.

Por el contrario, el mínimo valor del PAP ocurriría cuando las hembras o los recursos fueran escasos y estuvieran uniformemente distribuidos, y la receptividad de las hembras de la población fuera sincrónica (la disponibilidad temporal de hembras

sexualmente receptivas en la población sería discontinua). En este caso, el costo de defensa y monopolización de hembras y/o recursos por parte de un macho sería extremadamente alto. De esta manera es fácilmente comprensible que a baja disponibilidad de recursos:

- Las hembras fuercen la monogamia a través de una intensa territorialidad intrasexual (agresividad entre hembras para reducir la oportunidad de poliginia de su pareja) (Wittenberger 1979; Wittenberger y Tilson 1980).
- La competencia por alimento sea muy intensa, y el alto riesgo de depredación sea morigerados por el vínculo social de la pareja reproductiva (van Schaik y Janson 2000). Así, en la monogamia obligada un macho está unido reproductiva y socialmente a una única hembra durante toda su vida reproductiva.
- Dado que las diferencias en la calidad de los territorio de los machos sería muy pequeña, los costos de apareamiento para ellas sean grandes (en estas circunstancias, las hembras apareadas poliginicamente presentan un éxito reproductivo menor que aquellas apareadas monogámicamente, ya que ellas y sus crías comparten los escasos recursos del territorio reproductivo del macho con otras hembras y sus crías) (Verner 1964; Orians 1969).
- Cuando los rangos espaciales de las hembras son tan grandes, un macho no puede defender un área lo suficientemente grande como para incluir más de una hembra en el (la selección favorece a los machos que se aparean monogámicamente e invierten en el cuidado de su descendencia – certeza de paternidad) (Emlen y Oring 1977; Rutberg 1987).

- Por razones fisiológicas o ecológicas se requiere la asistencia del macho para la cría exitosa de la descendencia (Clutton-Brock y Harvey 1978; Kleiman 1977, 1981). Así, en la monogamia obligada el cuidado parental es prolongado y ejercido equitativamente por los dos padres (el cortejo y el apareamiento con parejas adicionales, a expensas del tiempo dedicado al cuidado de las crías ya producidas, disminuye el éxito reproductivo del macho).

4.2.2- Grado o intensidad de competencia por apareamientos

La otra medida propuesta por Emlen y Oring (1977) para cuantificar la intensidad de la selección sexual, y predecir los sistemas de apareamiento de las poblaciones, es el Grado de competencia por apareamientos (Tasa Sexual Operativa = coeficiente de competencia reproductiva). Esta medida reflejaría el gradiente entre una monogamia estricta u obligada y la poligamia (un individuo de un determinado sexo establece relaciones reproductivas de forma más o menos simultánea con más de un miembro del sexo opuesto, y bajo requerimiento de aporte de cuidado parental compartido). Según esta medida, a mayor desbalance de la Tasa Sexual Operativa (TSO), mayor será la intensidad de la competencia intrasexual, o sea, mayor grado de poligamia (Emlen y Oring 1977; Clutton-Brock y Iason 1986). Así, ante una TSO desviada hacia los machos el gradiente se desplazaría hacia la poliandria, y, ante una TSO desviada hacia las hembras el gradiente se desplazaría hacia la poliginia (en una población con una TSO desviada hacia las hembras existiría una intensa competencia intrasexual de machos previa a los apareamientos, y sólo una minoría de machos accedería a la reproducción).

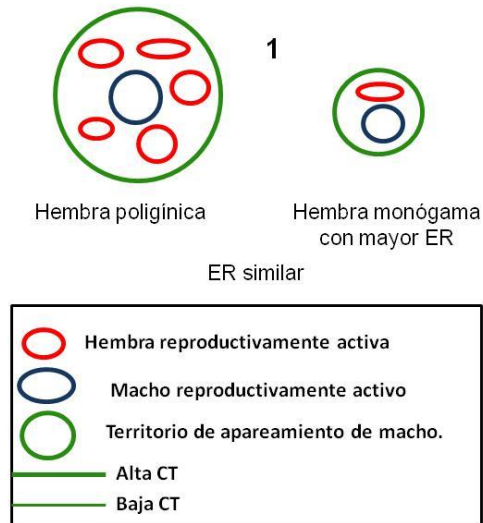
4.2.3- Modelo de umbral de poliginia

Las principales restricciones ecológicas que afectan a la aparición de los distintos sistemas de apareamiento se pueden agrupar en dos tipos: la distribución espacial de los recursos, y la disponibilidad o distribución espacial y temporal de los individuos con los que emparejarse. Los individuos que defienden estos recursos esenciales para la reproducción suelen ser los machos. La elección de las hembras estará influida tanto por la calidad del macho que defiende los recursos, como por la calidad de los recursos que éste defiende ante otros machos. La poligamia se verá favorecida por un aumento de la varianza de la calidad de los recursos defendidos por el macho. Este sistema de apareamiento será una estrategia ventajosa para las hembras sólo si los beneficios directos genéticos y de recursos defendidos por el macho son mayores que los costes que se producen por la generalizable falta de cuidado parental compartible por parte del macho. Otro coste importante de la poligamia se deriva de la interferencia que puede producirse entre las hembras apareadas con un mismo macho

En relación a estos antecedentes, Orians (1969) propuso el modelo de umbral de poliginia. Este modelo hace referencia a la relación entre la eficacia biológica de las hembras y la calidad del territorio de los machos, en situación de monogamia y/o poliginia. Según el modelo, una hembra presentará una reducción en su eficacia biológica al pasar a ser una hembra secundaria, comparado con la situación en la que ella se emparejara con un macho monógamo. El umbral de poliginia representará el punto a partir del cual, una hembra debería elegir un macho ya emparejado previamente (poligínico), abandonando una situación monogámica en la cual su eficacia biológica fuera inferior. Los **Esquemas 4.1,a,b,c**, se representan las diferentes circunstancias en las cuales se puede visualizar el umbral de poliginia.

Modelo de umbral de poliginia (Orlans 1969).

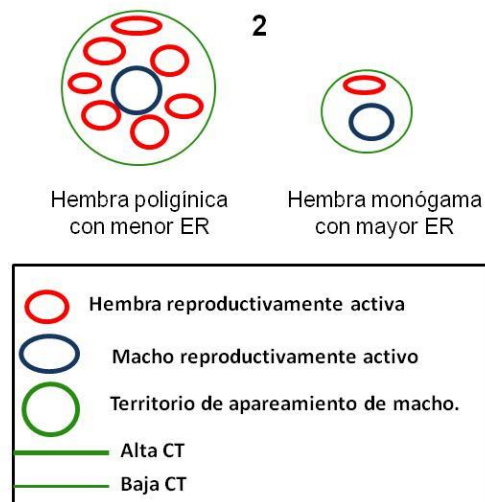
✓ PARA UNA MISMA HEMBRA, a igual calidad de territorio de apareamiento/reproductivo del macho, tendrá > ER apareándose con un macho monógamo que con otro poliginico (1).



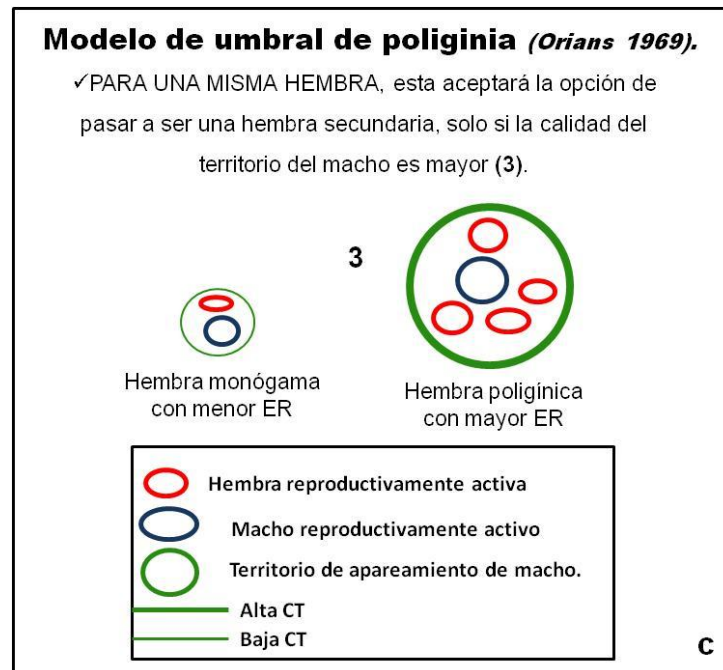
a

Modelo de umbral de poliginia (Orlans 1969).

✓ PARA UNA MISMA HEMBRA, cuando la cantidad de hembras en el territorio afecta la calidad inicial del territorio de apareamiento/reproductivo del macho, tendrá > ER apareándose con un único macho, aún cuando este sostenga un territorio de baja calidad (2).



b



Esquema 4.1,a,b,c: Representación de diferentes circunstancias (1, 2 y 3), en las cuales se pueden visualizar umbrales de poliginia (Esquema de la autora).

4.2.4- Circunstancias que conducirían a la evolución de la monogamia

En la monogamia, la eficacia biológica de los individuos se maximizará al compartir el cuidado parental por ambos sexos de forma conjunta. Entre las características de la monogamia, que consiste en el apareamiento exclusivo de una hembra con un macho en el transcurso de un mismo episodio reproductivo, una estación reproductiva, o durante toda la vida, podemos mencionar que:

- ✓ es frecuente en poblaciones de individuos ampliamente dispersos en ambientes relativamente uniformes (los recursos esenciales para las hembras y sus crías son escasos y uniformemente distribuidos).
- ✓ ningún sexo tiene la oportunidad de monopolizar simultáneamente, directa o indirectamente, miembros adicionales del sexo opuesto.
- ✓ Los machos logran un mayor éxito reproductivo a través de la monopolización del rendimiento reproductivo de una sola hembra más que de intentar aparearse con varias.

- ✓ se requiere un considerable cuidado parental para la cría exitosa de los descendientes.
- ✓ Es el sistema de apareamiento dominante en aves (+ del 90%).

En mamíferos el vínculo de pareja se regula específicamente a través de dos neurotransmisores de rápida liberación en el cerebro (dopaminas): luego del apareamiento la liberación de vasopresina en machos y de oxitocina en hembras, conduce a la formación y al mantenimiento del vínculo de pareja (Cuando macho y hembra se aparean, las hormonas se liberan y activan receptores cerebrales implicados en el placer, la recompensa, y en la memoria a largo plazo (aprendizaje relacionado a la recompensa) (Insel y Hulihan 1995; Insel y Young 2001; Wang et al. 1997, 2000; Wang y Aragona 2004).

La monogamia social ha evolucionado preferentemente en especies en las cuales los machos son incapaces de monopolizar y conservar a múltiples hembras frente a sus competidores.

En un estudio realizado por Lukas y Clutton-Brock (2013), de las 2.545 especies de mamíferos consideradas, sólo 229 resultaron especies monógamas sociales (9%). Según estos autores este sistema de apareamiento ha evolucionado en mucha mayor medida en especies carnívoras y frugívoras que habitan áreas con baja/discontinua disponibilidad de recursos.

Lukas y Clutton-Brock (2013) han propuesto tres hipótesis que podrían explicar la evolución de monogamia social en mamíferos:

- Reducción de la amenaza del infanticidio por parte de otros machos rivales.
- Incremento de la sobrevivencia de las crías a través del cuidado parental compartido.
- Baja disponibilidad de hembras; conservación de la pareja reproductiva por parte del macho.

Algunos ejemplos

El zorro polar, *Alopex lagopus*. Habitan en tundras de las regiones circumpolares del hemisferio norte, en túneles excavados en la nieve. Permanecen activos todo el año y son de las pocas especies de mamíferos polares que no hibernan o emigran a otras regiones durante el invierno. Organización social: puede variar de 1 a varias parejas reproductivas monógamas; a veces participan adultos adicionales que contribuyen escasamente con la alimentación de las crías. Forman parejas monógamas y territoriales.

Son omnívoros oportunistas. Las hembras tienen 1 camada anual de hasta 14 crías; cuidado parental conjunto. Los miembros de la pareja permanecen juntos toda la vida, y cuando muere uno de ellos, raramente el sobreviviente vuelve a formar pareja.

Los antílopes africanos, *Madoqua kirkiide* (*dicdics*). Habitan regiones áridas de África oriental. Las hembras se encuentran muy dispersas en su área de distribución; solo presentan nueve horas de receptividad, 2 partos anuales de 1 cría. Macho territorial. Fuerte competencia pre-apareamiento entre machos; elección de la hembra a favor del macho dominante. El macho vigila continuamente a su pareja durante todas sus actividades con el fin de evitar que esta copule con otros machos. La primera cría coopera con los rituales vinculantes hasta que la segunda alcanza su independencia. Los padres fuerzan la dispersión reproductiva.

Las suricata, *Suricata suricatta*. Habitan en los desiertos, en zonas de matorrales de las tierras áridas, abiertas y secas de la región del sur de África. Una sola camada anual de 2 a 5 crías. Grupos de miembros desde 5 a 50; una pareja dominante y sus hijos (que permanecen en el grupo natal y

al llegar a la madurez sexual ayudan en la crianza de sus hermanos como adultos subordinados). Más tarde, la pareja reproductiva impulsa la dispersión reproductiva de los adultos jóvenes. La pareja reproductora permanece junta durante años, incluso de por vida, monopolizando los derechos de reproducción.

La mara patagónica, *Dolichotis patagonum*. Endémica de la región árida del centro sur de Argentina; Habita pastizales abiertos y estepas arbustivas. Organización social: combina parejas monogámicas y grupos de reproducción cooperativa (hasta 29 parejas); de una a dos camadas anuales de 1 a 3 crías. Constante protección entre miembros de la pareja. El macho cuida constantemente a la hembra a través de su marcado con orina, y de la marcación regular a través de secreciones glandulares y heces, del terreno alrededor de ella (el área alrededor de la hembra constituye un territorio móvil). Los miembros de la pareja permanecen juntos toda la vida, y el reemplazo de uno de ellos sólo se produce después de la muerte del otro. La pareja tiene más probabilidades de alcanzar edades más longevas y con ello aumentar las posibilidades de reproducirse durante más tiempo.

El castor americano, *Castor canadensis*. Habita en el norte de Norteamérica, Alaska y Canadá; además ha sido introducido en la isla grande de Tierra del Fuego (Argentina y Chile). Organización social: grupo familiar de hasta 10 individuos; cada pareja tiene solamente una camada por año de 1 a 3 crías. Reproducción cooperativa: los juveniles nacidos el año anterior cooperan con la crianza de las nuevas crías. La receptividad de la hembra dura entre 12 y 24 horas. El macho invierte mucho tiempo/energía en la construcción y mantenimiento de la madriguera y en la defensa territorial. Los miembros de la pareja permanecen juntos toda la vida, y el reemplazo de uno de ellos sólo se produce después de la muerte del otro. La pareja tiene más probabilidades de alcanzar edades más longevas y con ello aumentar las posibilidades de reproducirse durante más tiempo.

4.2.5- Circunstancias que conducirían a la evolución de la promiscuidad

La selección sexual conduce a la evolución de estrategias reproductivas que optimicen el fitness de los individuos de ambos sexos; así, en aquellas circunstancias en las cuales el éxito reproductivo de las hembras no se hallase afectado por la ausencia de cuidado parental por parte del macho, y donde los costos de acceso a recursos imprescindibles para ella y sus crías y pareja reproductiva son muy bajos, la estrategia que maximizaría el éxito reproductivo de las hembras no sería la selección del macho de mayor calidad, sino la de varios machos de calidad.

En un sistema de apareamiento promiscuo, los miembros de ambos sexos se aparean de manera no-exclusiva con múltiples parejas durante un mismo episodio reproductivo (poliginia y poliandria simultánea); la tasa sexual operativa es cercana a 1 (la competencia entre machos por el acceso a parejas sexuales no es intensa), los machos no contribuyen con el cuidado de las crías ni forman lazos de pareja a largo plazo, y no es esperable dimorfismo sexual. No obstante, la promiscuidad no asume apareamientos al azar o ausencia de selección de pareja.

En este sistema de apareamiento, a pesar de los costos (tiempo/energía, disminución de forrajeo, riesgo de predación, enfermedades de transmisión sexual, aumento de parasitismo, lastimaduras, etc), las hembras se beneficiarían por aparearse con varios machos durante un mismo ciclo estral. De esta manera, las crías de una misma camada podrían presentar diferentes padres.

La paternidad múltiple es un resultado común de la promiscuidad genética de las hembras (la inseminación de una hembra por más de un macho durante un único evento reproductivo), y su extensión en las poblaciones naturales dependería de dos características comportamentales principales: la habilidad de los machos para acceder a hembras que ya se han apareado durante un mismo ciclo estral, y el grado en el cual las hembras buscan copular con varios machos.

Parker y Birkhead (2013) propusieron las siguientes hipótesis, no-mutuamente exclusivas, que explican cómo las hembras pueden beneficiarse de aparearse con múltiples machos.

Según estos autores, el significado adaptativo del apareamiento de una hembra con múltiples machos podría analizarse considerando los beneficios directos (para la hembra) y los beneficios indirectos (beneficios solo para sus crías).

Entre los beneficios directos Parker y Birkhead (2013) proponen:

- La obtención de regalos de cortejo / nupciales.
- El aumento de la proporción de óvulos fertilizados.
- Una garantía contra la esterilidad de la pareja sexual previa.
- El aumento del tamaño de la camada.
- La evitación de infanticidio por parte de machos (hipótesis de confusión de la paternidad).
- La cooperación de diferentes machos en el cuidado parental.
- La reducción de los costos de la coerción (persistencia y acoso) por parte de machos que accederían al apareamiento a través de esa estrategia comportamental.

y, entre los beneficios indirectos mencionan que estos:

- Permiten la selección de pareja post-cópula (elección críptica de las hembras).
- La compensación por parejas de baja calidad.
- Evitan la endogamia.
- Aumentan la diversidad genética de la camada (este beneficio que implica la producción de crías genéticamente variables cobra gran importancia en aquellas poblaciones que habitan en un ambiente de condiciones impredecibles).

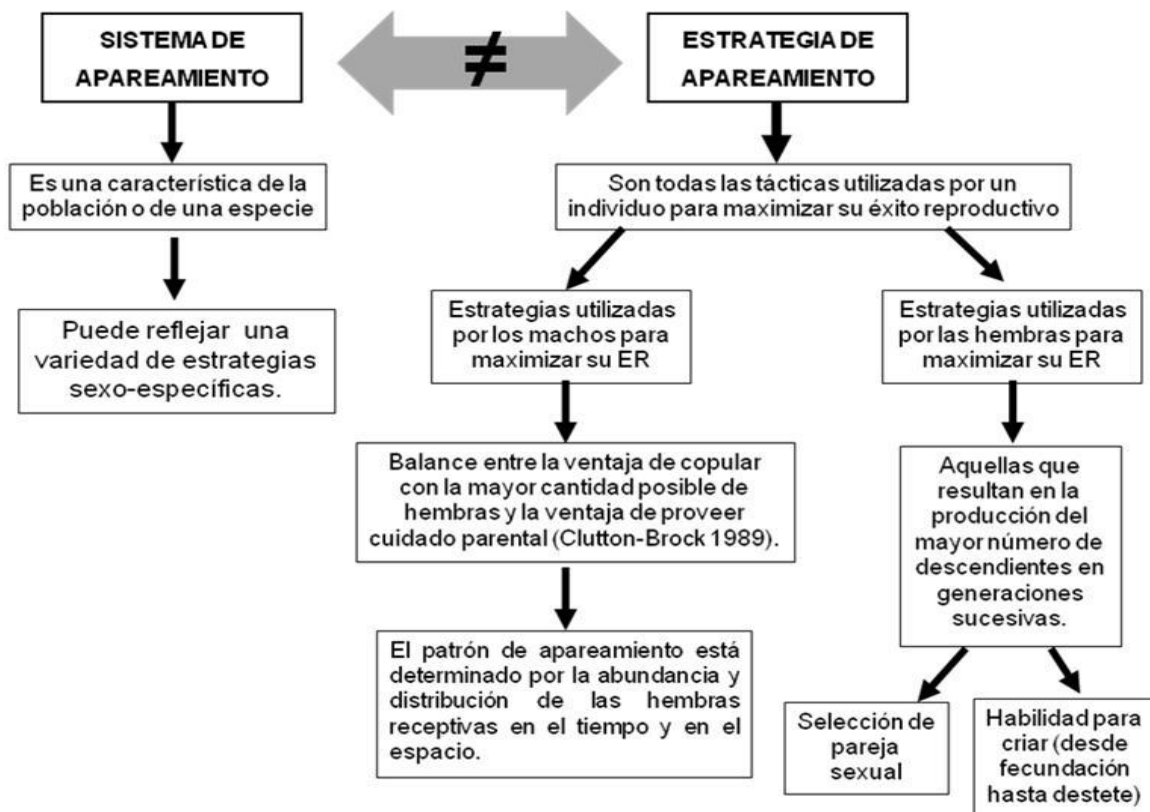
Más allá de los beneficios mencionados, numerosos estudios han demostrado que, como consecuencia de las diversas condiciones sociales, la tasa de apareamientos con varios machos diferentes varía entre diferentes especies y entre poblaciones de una misma especie, y aún, entre individuos de una misma población (Stockley 2003; Wolff 2003; Wolff y Macdonald 2004; Loughran 2007). Además, en algunas especies, aún cuando la tasa de apareamientos con múltiples machos se mantenga a lo largo del año, la ocurrencia de paternidad múltiple puede variar debido a la intensificación, o relajación, de la selección pre-apareamiento y críptica de las hembras, debido a variaciones poblacionales en la densidad total o de machos a lo largo de un período reproductivo o entre períodos reproductivos (Clutton-Brock y Harvey 1978; Taitt y Krebs 1985; Korpela et al. 2010; Kvarnemo y Simmons 2013; King et al. 2014).

Por otra parte, en varias especies de roedores, en las cuales las hembras dependen fuertemente de la adquisición de alimento para asegurar su éxito reproductivo, la tasa de apareamientos con múltiples machos dependerá de la abundancia, distribución y tasa de renovación del alimento (Ostfeld 1985, 1990; Wolf 1993; Jennions y Petrie 2000; Solomon y Keane 2007). Según Korpela et al (2010, 2011), en períodos de baja abundancia poblacional, la tasa de promiscuidad de las hembras será menor, tanto porque no haya machos reproductivamente activos disponibles, o bien, porque estos pocos machos ejerzan una efectiva monopolización de hembras con estro sincronizado; por el contrario, altos valores de abundancia poblacional promoverían el aumento de apareamientos con múltiples machos (Wolff y Macdonald 2004; Solomon y Keane 2007).

4.3- SISTEMAS, ESTRATEGIAS Y TÁCTICAS DE APAREAMIENTO: DEFINICIONES Y RELACIONES

Los sistemas de apareamiento son característicos de una población o de una especie, que refleja una variedad de estrategias sexo-específicas e involucra todas aquellas características morfo-fisiológicas y comportamentales destinadas a obtener

apareamientos. Según Emlen y Oring (1977), Clutton-Brock y Harvey (1978), Clutton-Brock (1988, 1989 1991) y Waterman (2007), los sistemas de apareamiento representan el resultado de las estrategias reproductivas de los individuos destinadas a obtener apareamientos. Así, sistemas y estrategias de apareamiento no significan lo mismo; mientras que los primeros son propios de las especies o las poblaciones, las segundas son propias de los individuos (Clutton-Brock y Harvey 1978; Clutton-Brock 1989; Waterman 2007) (**Cuadro 4.2**).



Cuadro 4.2: Diferencias básicas entre sistemas de apareamiento y estrategia de apareamiento.

A su vez, debido a que el sistema de apareamiento de una especie o de una población es el resultado de estrategias reproductivas individuales, este puede presentar ciertas variaciones a lo largo del año, durante una misma estación reproductiva, entre diferentes años, y entre poblaciones (Clutton-Brock 1989). De este

modo, existe una gran variabilidad en los sistemas de apareamiento entre distintas especies y poblaciones en relación con las condiciones ecológicas y comportamentales (Wolff 1985). *Para un mayor desarrollo de las características propias de los diferentes sistemas de apareamiento, consultar Steinmann (2013) y Steinmann y Bonatto (2015).*

Las estrategias de apareamiento son “reglas de decisión” que conducen a maximizar el éxito reproductivo de los individuos a través de tácticas reproductivas alternativas en miembros de un mismo sexo y población (plan general para lograr los “mejores resultados”) (Clutton-Brock y Harvey 1978; Clutton-Brock 1989; von Kuerthy et al. 2015). Debido a que cada sexo realiza diferentes inversiones reproductivas, en machos y hembras evolucionaron diferentes estrategias que conducen a maximizar su éxito reproductivo (Trivers 1972; Alonzo y Warner 2000; Waterman 2007; Kokko y Jennions 2008; Aloise King 2013). La variación en las estrategias de apareamiento se halla relacionada con la abundancia y la distribución espacial y temporal de los recursos, los costos y beneficios relacionados a su acceso, y las interacciones con otros miembros de la población (Ostfeld 1985, 1986; Ims 1987; Pusenius y Viitala 1993; Nelson 1995a, b; Wolff y MacDonald 2004; Waterman 2007).

Por otra parte, una táctica de apareamiento es el conjunto de fenotipos reproductivos discretos que se aplican de acuerdo a determinadas circunstancias para cumplir de forma efectiva con la estrategia. Estas se hallan determinadas genéticamente, y rigen tácticas reproductivas alternativas en miembros de un mismo sexo y población. De esta manera, rigen fenotipos reproductivos discretos (diferentes tácticas morfológicas, fisiológicas y/o comportamentales), que permiten maximizar el éxito reproductivo de un individuo. Como consecuencia de la variabilidad de aptitudes individuales y del ajuste a las diferentes condiciones sociales y ecológicas, se espera encontrar diferentes estrategias reproductivas entre y dentro de las poblaciones. De esta manera, los sistemas de apareamiento terminan reflejando una variedad de tácticas de apareamiento específicas de cada sexo (Waterman 2007; Aloise King 2013) **(Figura 4.1).**

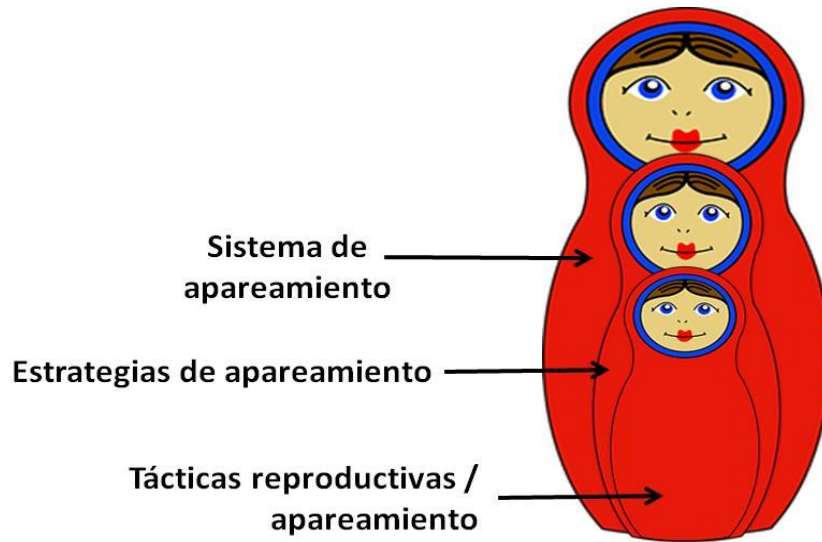


Figura 4.1: Sistemas, estrategias y tácticas de apareamiento. La imagen muestra la relación entre las mismas. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; extraída de <https://pixabay.com/es/matrioska-30470/>.

4.4- UNA POSIBLE HIPÓTESIS DE LA EVOLUCIÓN DE LOS SISTEMAS DE APAREAMIENTO

En un escenario de evolución por selección natural actuando a nivel de individuo, en el cual aun no habría evolucionado aun la anisogamia (**Cuadro 4.3**), los machos y las hembras no presentarían preferencia por alguna determinada característica del sexo opuesto, ni tampoco exhibirían caracteres sexuales secundarios conspicuos. Esto, debido a que las diferencias existentes entre sexos derivan de la diferencia existentes entre las gametas de machos y hembras (tamaño, reservas, cantidad, movilidad). De este modo, en estas circunstancias los apareamientos ocurrían al azar y sin exclusión de individuos. Así, todos los individuos de una población hubieran tenido las mismas probabilidades de participar de la reproducción (**Figura 4.2a**).

Dos estrategias extremas tienen mayor éxito que cualquier otra estrategia intermedia.

La selección favoreció individuos que presentaban nutrientes en sus gametas (aumenta la probabilidad de supervivencia en los primeros estadios del desarrollo del embrión hasta que el nuevo individuo pueda conseguirlos por sí mismo).



La selección favoreció individuos que producían un elevado número de gametas pequeñas. El éxito de esta estrategia depende de la abundancia de gametas grandes con las cuales contactar, pero depende también de la densidad de gametas pequeñas de individuos competidores. Esta competencia entre las gametas pequeñas favorece su incremento en número y su progresiva reducción en tamaño, y/o el incremento de su movilidad, en la carrera por contactar primero con las grandes gametas.

Cuadro 4.3: Evolución de la anisogamia. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; extraída de <https://pixabay.com/es/esperma-huevo-fertilización-956481/>

En algún momento, la aparición en la población de individuos con un determinado rasgo (por recombinación o mutación), que aumentara su éxito reproductivo y su supervivencia respecto a otros individuos que no presentasen esa característica (evolución por selección natural), habría conducido a que dichos individuos tuvieran más probabilidades de acceder a la reproducción que aquellos que no los presentaran (**Figura 4.2b**).

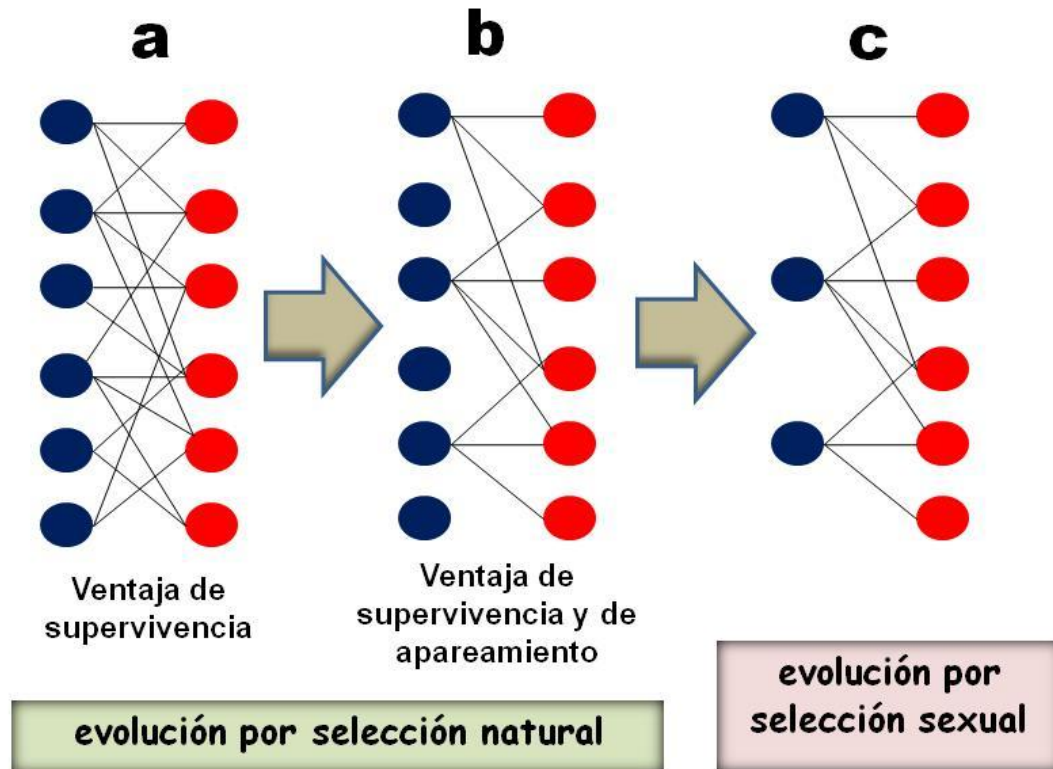


Figura 4.2: Hipótesis de la evolución de los sistemas de apareamiento; **a:** evolución por selección natural, ausencia de anisogamia, y donde las hembras eligen sus parejas al azar y la variabilidad de la expresión del estado de carácter aumenta por recombinación; **b:** evolución por selección natural, ausencia de anisogamia, y surgimiento del gen de preferencia que se expresa solo en hembras; **c:** evolución por selección sexual que conduce a la exacerbación del estado de carácter de los machos por su elección preferencial de las hembras y a una desventaja de supervivencia en aquellos machos que los portan. Los círculos azules representan a los machos y los rojos a las hembras. Imagen de la autora.

A través de las generaciones, en aquellas poblaciones en las cuales hubiera individuos con caracteres que favorecieran su éxito reproductivo sobre aquellos que no los presentaran, éstas características asociadas a la reproducción se volverían cada vez más frecuentes, aún cuando su exhibición disminuyera su probabilidad de

sobrevida. Así, la selección sexual actuaría sobre la expresión del carácter que aumentara el éxito reproductivo de los individuos (**Figura 4.2c y Figura 4.3**).

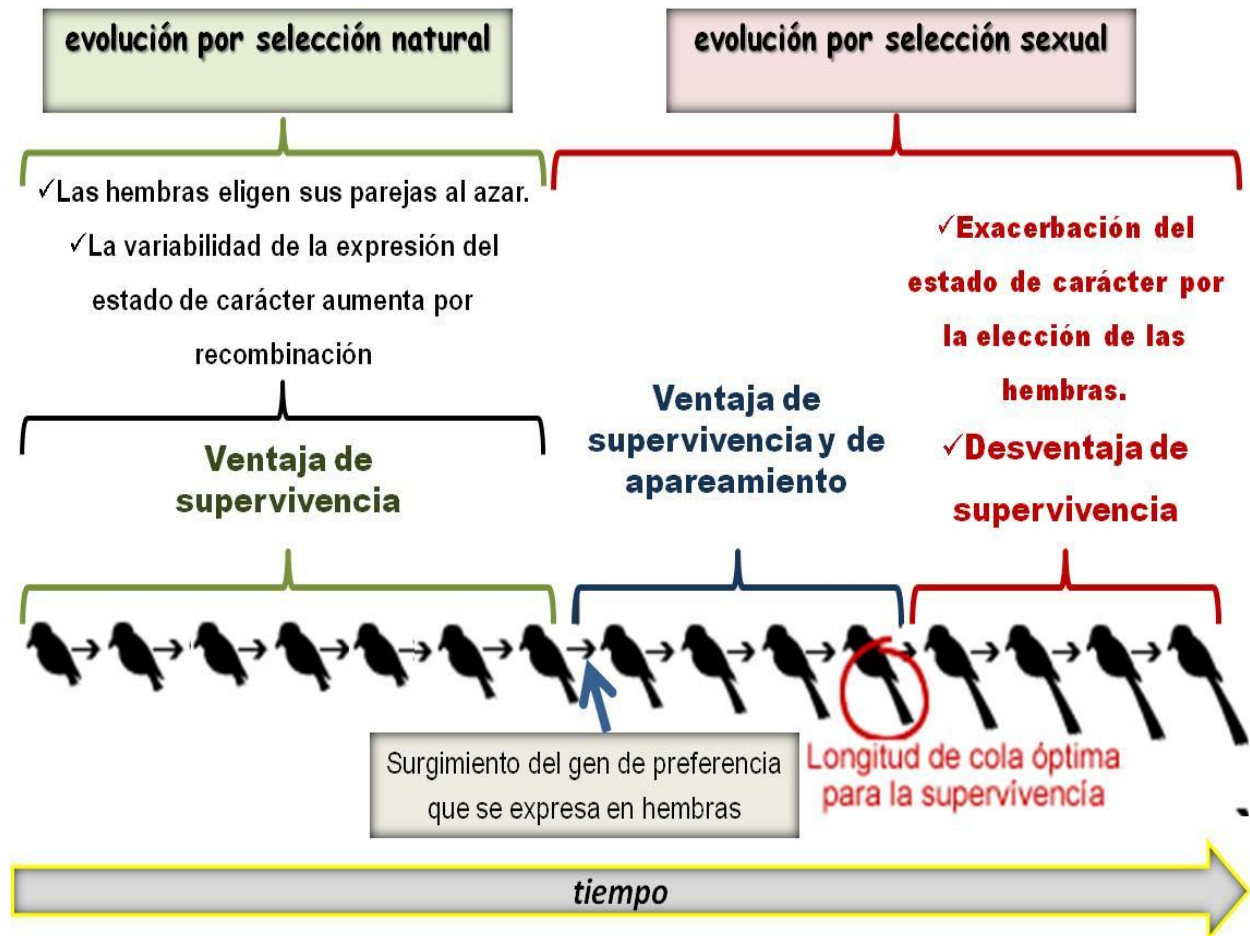


Figura 4.3: Hipótesis de la evolución de los sistemas de apareamiento a través de la selección natural, en primer lugar, y de la selección sexual en segundo lugar; una vez que ha surgido el gen de preferencia, que se expresa solo en hembras, estas tenderían a elegir preferentemente a machos de cola larga que producirá hijos más atractivos, y en consecuencia a su vez más elegidos por otras hembras para el apareamiento, que aquellas que se reprodujeron con machos menos atractivos de cola corta.

4.5- CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS SISTEMAS DE APAREAMIENTO

Charles Darwin (1871) fue el primero que consideró a los sistemas de apareamiento en términos evolutivos. Según Hamilton (1964) y Emlen y Oring (1977), para comprender los sistemas de apareamiento es preciso dejar de lado el punto de vista de una selección natural operando a nivel de grupo o especie, retornando a la perspectiva evolutiva original en la cual la selección natural opera a nivel de individuo. Comprender la diversidad y el significado adaptativo de los sistemas de apareamiento es muy importante debido a que, al afectar los factores que influyen sobre la supervivencia y el éxito reproductivo de los individuos, ellos afectan la probabilidad de los mismos a ser seleccionados favorablemente (Trivers 1972; Clutton-Brock 1988, 1989).

Según Clutton-Brock (1989), los sistemas de apareamiento son el resultado de comportamientos reproductivos individuales. De esta manera, el término sistema de apareamiento involucra todas aquellas estrategias de comportamientos destinadas a obtener apareamientos (Emlen y Oring 1977). Estas incluyen los patrones de cuidado parental ejercido por cada sexo y la selección sexual, involucrando el número de apareamientos producidos, la manera en la cual se los obtienen y características de estabilidad de la pareja (Emlen y Oring 1977; Gaulin y FitzGerald 1986, 1988; Schwagmeyer 1988, 1994; Spritzer 2003; Spritzer et al. 2005 a,b). Así, los sistemas de apareamiento se pueden definir en función de los apareamientos obtenidos por cada sexo dentro de la población y de las diferentes estrategias de defensa y/o mantenimiento de la pareja por parte de los machos (Clutton-Brock 1989).

En general, los sistemas de apareamientos pueden ser caracterizados en función de:

- ✓ El número de parejas que obtiene un sexo de manera más o menos simultánea.
- ✓ La estrategia de monopolización de pareja.
- ✓ La duración del vínculo de la pareja.

- ✓ La proporción de la inversión parental vs la de apareamiento.
- ✓ Las relaciones espaciales entre machos y hembras (*Sistema de apareamiento social*).
- ✓ El porcentaje de paternidad de las crías producidas por evento (*Sistema de apareamiento genético*).

En la **Tabla 4.1** se presenta la caracterización de los sistemas de apareamiento de mamíferos en relación al número de parejas que obtiene un sexo de manera más o menos simultánea.

Tabla 4.1: Sistemas de apareamientos comunes en mamíferos, basados en el número de parejas que un sexo obtiene de manera más o menos simultánea; (*) a mayor número de asteriscos, mayor frecuencia del sistema de apareamiento en mamíferos. (En esta Tabla se presenta la forma más estricta de cada uno de los sistemas de apareamiento)

SISTEMA DE APAREAMIENTO	NÚMERO DE PAREJAS	
	EN MACHOS	EN HEMBRAS
MONÓGAMO (*)	Acceso exclusivo a una hembra	Acceso exclusivo a un macho
PROMISCUO (***)	Acceso compartido a varias hembras	Acceso compartido a varios machos
POLIGÍNICO (****)	Acceso exclusivo a varias hembras	Acceso exclusivo a un único macho

Para mayor información sobre los distintos sistemas de apareamiento, consultar Steinmann y Bonatto (2015). Ecología comportamental: una introducción al estudio del comportamiento animal. Segunda Edición. Editorial. UniRío editora. Ciudad de Río Cuarto, Provincia de Córdoba, Argentina.

En la **Figura 4.4** se muestran ejemplos de diferentes sistemas de apareamiento en vertebrados.

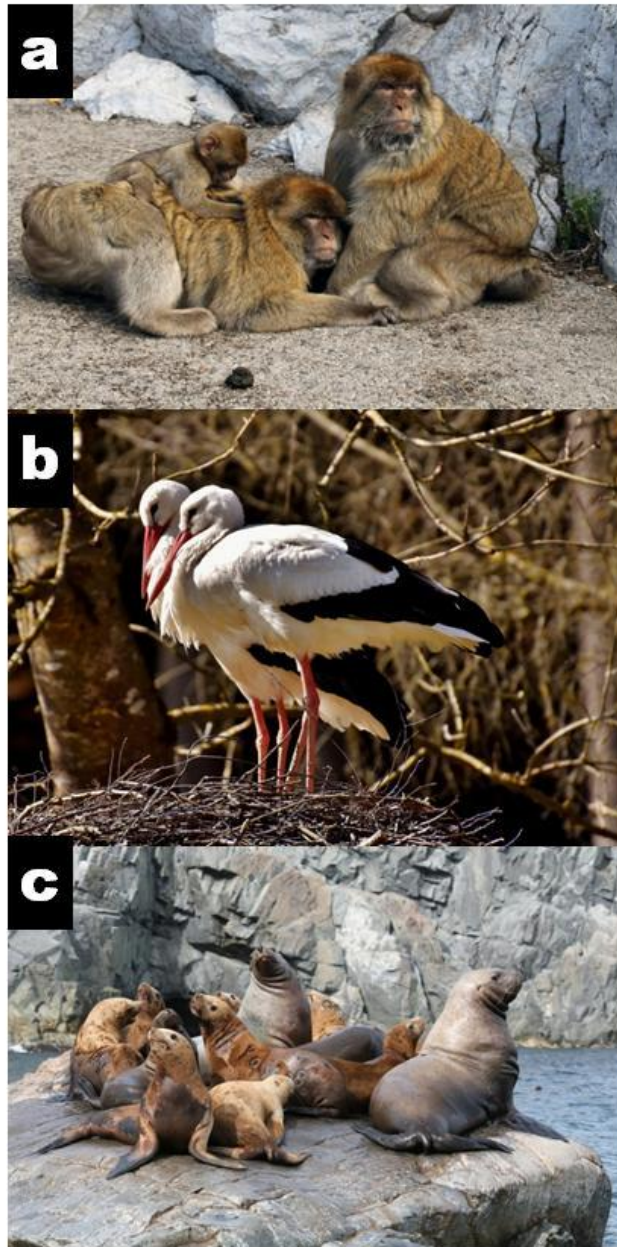


Figura 4.4: Sistemas de apareamiento de vertebrados: **a**, sistema promiscuo en macacos con incidencia basado en el cual existe incidencia de la jerarquía social del macho; **b**, monogamia en cigüeñas; **c**, sistema poliginico de harén en león marino. Imágenes registradas en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; extraídas de <https://pixabay.com/es/macaca-sylvanus-monos-animales-3004349/>; <https://pixabay.com/es/cigüeñas-nidificación-par-las-aves-2183773/>, <https://pixabay.com/es/harem-87-costa-2517572/>

En la **Figura 4.5** se presentan los diferentes sistemas de apareamiento en especies de vertebrados en función de las relaciones espaciales entre machos y hembras durante el período reproductivo, el cortejo o el apareamiento. Para un mayor desarrollo del tema, ver Steinmann AR, Bonatto MF. 2015. Ecología comportamental: una introducción al estudio del comportamiento animal. Segunda Edición. Editorial. UniRío editora. ISBN: 978-987-688-141-8. Ciudad de Río Cuarto, Provincia de Córdoba, Argentina. 258 P.

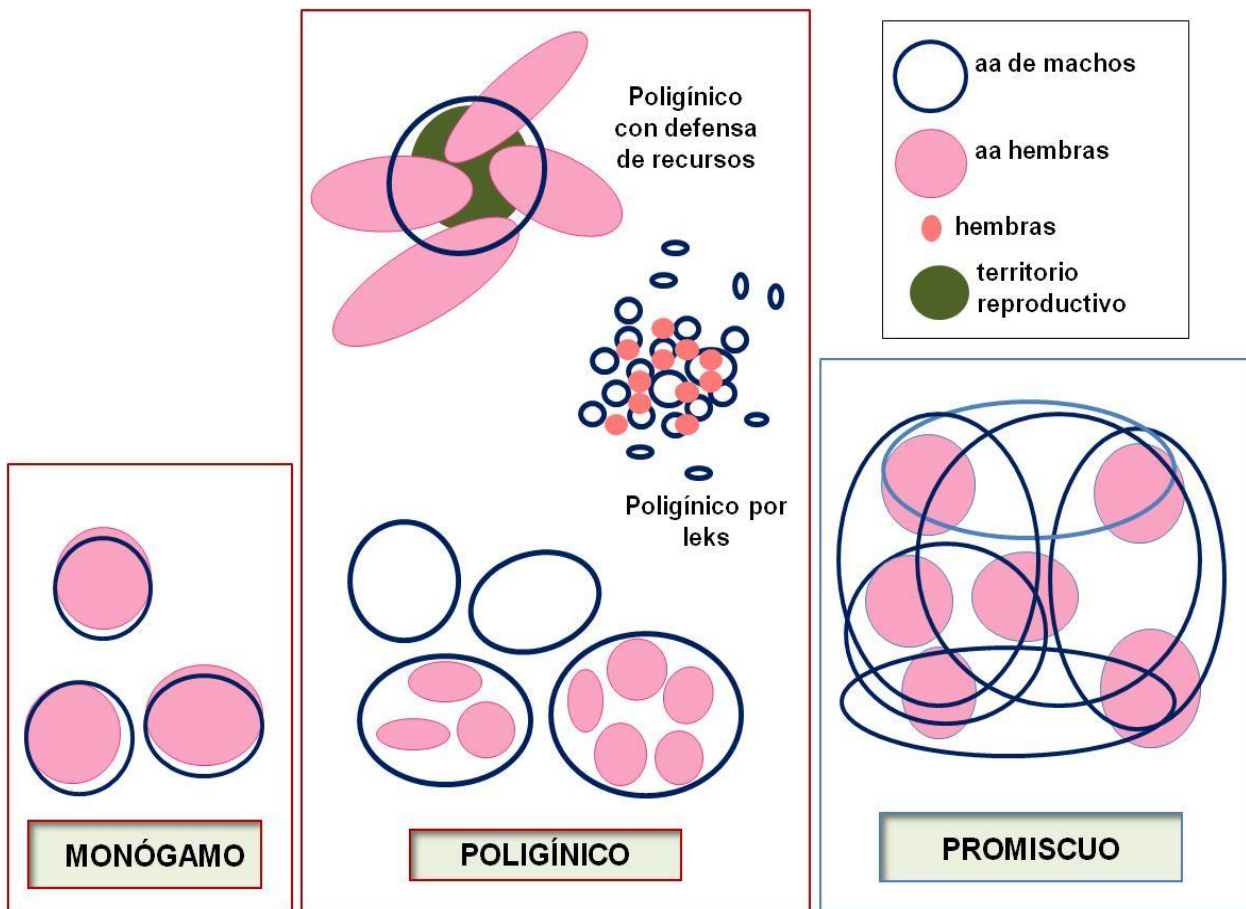


Figura 4.5: Sistemas de apareamiento en especies de vertebrados en función del tamaño y grado de solapamiento intra e intersexual de las áreas de acción (aa) de machos y hembras reproductivos, de la distribución espacial de las hembras, y de la ocupación y defensa de un territorio reproductivo rico en recursos asociados a la reproducción de las hembras (Imagen de la autora).

4.6- CARACTERÍSTICAS DE LAS TÁCTICAS DE APAREAMIENTO

Las tácticas de apareamiento surgen a partir de la selección de características morfológicas, fisiológicas y/o comportamentales, alternativas y discretas, que conducen a maximizar el fitness de los individuos en el contexto de la competencia intrasexual (Brockman 2001; Taborsky et al. 2008; Brunner et al. 2016). De esta manera, cualquier expresión de variación continua de rasgos no se consideraría como una táctica alternativa, destacando además, que entre los fenotipos discretos los comportamentales son los más fáciles de identificar (Taborsky et al. 2008). De acuerdo con estos autores, el incremento del éxito reproductivo no se alcanzaría a través de expresiones intermedias de un rasgo sino mediante la aplicación de tácticas reproductivas discontinuas mutuamente excluyentes. Según Taborsky et al. (2008), ante una intensa competencia reproductiva intrasexual los competidores pueden encontrar diferentes tácticas alternativas para acceder y/o monopolizar parejas reproductivas. A menudo las tácticas alternativas implican tácticas opuestas, como por ejemplo, lograr apareamientos a través de la defensa y mantenimiento de un territorio reproductivo vs cópulas furtivas (**Figura 4.6 a y b**).

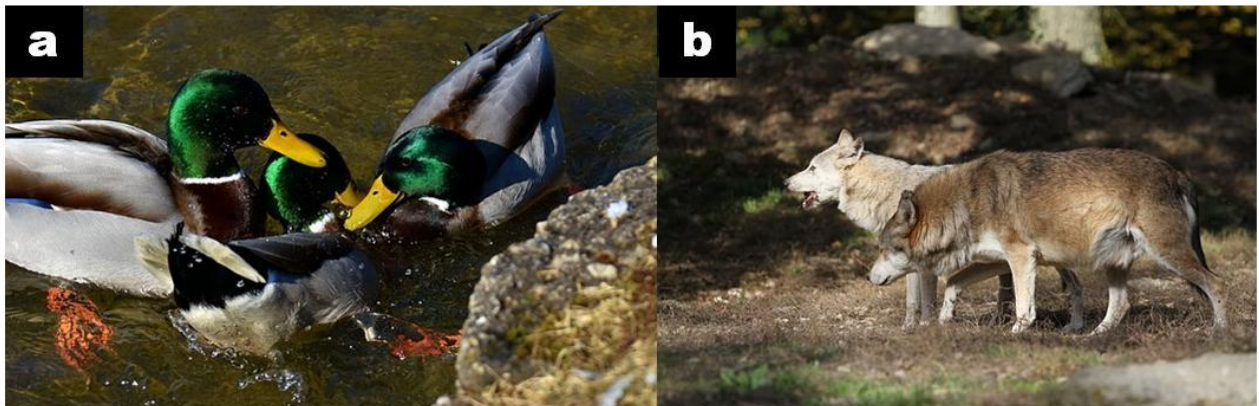


Figura 4.6 a y b: **a:** Táctica de hostigamiento hacia una hembra aislada, por parte de machos de una especie de ánade, hasta cansarla con el fin de lograr cópulas forzadas múltiples; **b:** Táctica de acompañamiento prolongado de la hembra aislada, por parte de machos de una subespecie de lobo, con el fin de obtener cópulas consensuadas. Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; extraída

de <https://pixabay.com/es/patos-ánades-reales-drake-colorido-3184272/> y <https://pixabay.com/es/lobos-lobos-de-madera-depredador-2875085/>

4.7- TÁCTICAS REPRODUCTIVAS ALTERNATIVAS (TRAS)

El tratamiento teórico de la evolución y mantenimiento de las TRAS típicamente presenta una dicotomía entre causas genéticas y causas ambientales que conducen al fenotipo que incrementa el éxito reproductivo de los individuos que las exhiban (West-Eberhard 2003; Tomkins y Hazel 2007). Así, una de las condiciones principales que favorecen la evolución de TRAS es la existencia de hábitats reproductivos que difieran de forma discontinua (Hiebler 2004). De este modo, individuos que posean una arquitectura genética subyacente similar diferirán en sus TRAS debido a las condiciones divergentes del ambiente (Lee 2005). Según Wolff (2008), las TRAS incluyen respuestas flexibles a diferentes condiciones del entorno físico o social de un animal. Así, si los animales utilizan diferentes hábitats para la reproducción (hábitats que difieran en cuanto al número de parejas reproductivas potenciales, a la calidad y cantidad de competidores presentes, a la disponibilidad de recursos asociados a la reproducción, etc.), la selección favorecerá múltiples fenotipos discontinuos especializados para aprovechar las oportunidades reproductivas en cada uno de esos hábitats (Shuster y Wade 2003).

En mamíferos, si bien la selección de respuestas reproductivas alternativas es posible en ambos sexos, debido a la inevitable inversión reproductiva de las hembras (Trivers 1972; Clutton-Brock 1991), se espera que las TRAS evolucionen con mayor frecuencia en los machos (Schradin y Lindholm 2011; Neff y Svensson 2013). Además, teniendo en cuenta que en mamíferos los sistemas de apareamiento más frecuentes son el poligínico y el promiscuo (ver Steinmann A. 2013. *Ecología comportamental: una introducción al estudio del comportamiento animal*". Editorial. UniRío editora. ISBN: 978-987-688-031-2 Ciudad de Río Cuarto, Provincia de Córdoba, Argentina. 212 P), es esperable que exista una mayor variación fenotípica en el sexo bajo mayor selección intrasexual (Wolff y Sherman 2007).

Según Neff y Svensson (2013), el hecho que los machos sean el sexo más competitivo explicaría la mayor prevalencia de TRAs en este sexo. Según Shuster y Wade (2003) se pueden encontrar TRAs cuando los machos de una especie utilizan diferentes hábitats para la reproducción; la selección favorecerá entonces aquellos fenotipos que conduzcan a aprovechar las oportunidades de apareamiento, maximizando su éxito reproductivo en relación a las opciones de hábitat disponibles. Entre las estrategias comportamentales de machos de especies poligínicas, destacan aquellas de obtención de apareamientos a partir de la defensa de hembras o recursos, o a partir de cópulas furtivas (McGuire y Getz 2010) **(Cuadro 4.4)**.

TÁCTICAS REPRODUCTIVAS ALTERNATIVAS (TRAs)	
En machos	MECANISMO
Cópulas furtivas, mimetismo femenino, habilidad espacial, etc	Polimorfismos asociados a diferentes estrategias de apareamiento.
Competencia por interferencia	Alto n° de competidores por acceso al apareamiento (alta tasa de interacción intra-sexual), uso de la fuerza, coerción sexual (o la amenaza de su uso) para lograr el apareamiento, aún a costas de la hembra. Jerarquías de dominancia en función de la edad / experiencia: machos perseguidores activos; machos satélites.
Competencia scramble o indirecta	Hallando y fertilizando hembras receptivas, especialmente muy dispersas, antes que lo hagan sus rivales (Habilidad espacial).
Supresión reproductiva	Supresión o retraso de la madurez sexual de los rivales a través de mecanismos socio-endocrinológicos.
Competencia espermática	Competencia post-copula entre 2 o más rivales por la fertilización de gametas.
Rivalidad de resistencia	Permaneciendo reproductivamente activo por periodos más prolongados que los rivales.

Cuadro 4.4: Algunos ejemplos de tácticas reproductivas alternativas en machos. *Extraído y modificado de Eberhard 1996 y Vera-Ramírez et al. 2012.*

Así, en relación con tácticas que conduzcan al acceso de áreas con hembras receptivas o con recursos esenciales para ellas, a la evitación de áreas con competidores intrasexuales o sin hembras reproductivas, es esperable que existan fenotipos discontinuos en comportamientos tales como habilidad espacial, exploración del entorno y audacia (Spritzer 2003; Spritzer et al. 2005; Hegarty et al. 2006; Eccard et al. 2011). **(Figura 4.7 a, b y c).**

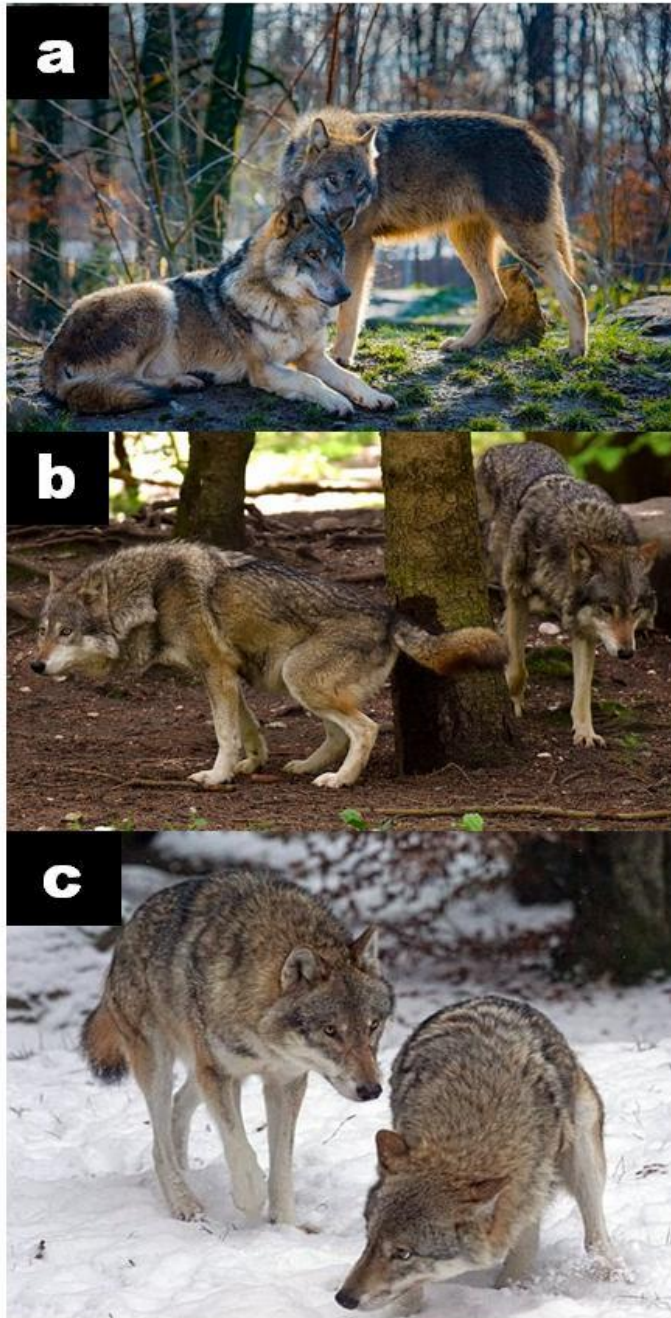


Figura 4.7 a, b y c: Tácticas reproductivas alternativas exhibidas por machos de *Canis lupus*. a: vigilancia y defensa de la pareja reproductiva; b; establecimiento y mantenimiento de jerarquías de dominancia; exclusión de competidores a través de competencia intrasexual directa. Imágenes registradas en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; extraídas de <https://pixabay.com/es/lobos-amor-animales-atención-2178126/>, <https://pixabay.com/es/lobo-animales-salvajes-hermosa-3151872/> y <https://pixabay.com/es/lobo-depredador-carnívoros-1955463/>

TÁCTICAS REPRODUCTIVAS ALTERNATIVAS (TRAs)	
En hembras	MECANISMOS
Efecto Bruce	Interrupción de la preñez en presencia de un macho extraño
Agresión intersexual	Exclusión activa de machos potencialmente infanticidas del área cercana al nido
Apareamientos con múltiples machos	Solicitar cópulas con diferentes machos durante un estro (involucra diversos beneficios e implica ciertos riesgos).
Elección críptica (elección post-copulatoria o post-fertilización)	Mecanismos morfológicos, físico-químicos, fisiológicos y comportamentales que conducen a que las hembras puedan sesgar los resultados de las cópulas con diferentes machos. Son desencadenados por estímulos procedentes de los machos.
Prevención de la infidelidad por parte del macho	Reticencia al apareamiento; cópula con el macho más perseverante; cortejos prolongados y costosos.

Cuadro 4.5: Algunos ejemplos de tácticas reproductivas alternativas en hembras. *Extraído y modificado de Eberhard 1996 y Vera-Ramírez et al. 2012.*

Debido a que las TRAs afectan la relación entre el costo energético invertido y los beneficios obtenidos, las tácticas seleccionadas por los individuos en relación a la habilidad espacial, los comportamientos de exploración y audacia, pueden ser utilizados como indicadores de calidad del hábitat en los agroecosistemas (Yletyinen y Norrdahl 2008; Schradin y Lindholm 2011). Por otra parte, según Clutton-Brock (2009), si bien hasta el momento se ha dedicado relativamente poca atención al estudio de la selección de TRAs en hembras, la teoría que apoya su evolución en machos también aplicaría a este sexo. Así, según este autor, bajo condiciones de intensa competencia intrasexual también sería esperable la selección de TRAs en hembras (**Cuadro 4.5**). Hasta el momento, en hembras de roedores se han identificado TRAs comportamentales tales como: auto-remoción del tapón mucoso vs su conservación, y

evasión vs permanencia en cercanía de agrupamiento de machos reproductivos (Koprowski 1992), reproducción solitaria vs reproducción comunal (Schradin y Pillay 2014), y evitación de cópulas con machos dominantes vs solicitud de cópulas a machos subordinados (Koprowski 1992).

Resumiendo, **las tácticas reproductivas alternativas....**

- surgen a partir de la selección de características morfológicas, fisiológicas y/o comportamentales alternativas, y discretas, que conducen a maximizar el fitness de individuos co-específicos.
- a menudo implican tácticas opuestas (lograr apareamientos a través de la defensa y mantenimiento de un territorio reproductivo vs cópulas furtivas).
- ante una intensa competencia reproductiva intrasexual los competidores encuentran respuestas alternativas para el acceso y/o monopolización de parejas reproductivas.
- el éxito reproductivo no se alcanza a través de expresiones intermedias de un rasgo, sino mediante la aplicación de tácticas reproductivas discontinuas, mutuamente excluyentes.
- se esperan encontrar TRAs cuando el éxito reproductivo (acceso a parejas o fertilizar gametos), no se alcanza a través de expresiones intermedias de un rasgo reproductivo, sino mediante la aplicación de tácticas reproductivas discontinuas, mutuamente excluyentes; Entre los fenotipos discretos, los comportamentales son más fáciles de identificar. (cualquier expresión de variación continua de rasgos no se considera como táctica alternativa). Por ejemplo, en machos del escarabajo estercolero, *Onthophagus nigriventris*,

las TRAs consisten en la existencia de polimorfismos de apareamiento morfológicos y comportamentales. Sin embargo, mientras que existe un solapamiento en los diferentes estados del carácter longitud del cuerno y tamaño corporal, los diferentes comportamientos se encuentran bien definidos: algunos machos recurren a la pelea para acceder al apareamiento o copulan furtivamente evitando confrontaciones intrasexuales.

- en mamíferos usualmente se expresan en machos: táctica para obtener acceso a hembras: “agresiva” o “prepotente”; “cooperativa /ofrecimiento de cuidado parental”; táctica “conciliadora”.
- a nivel individual, las TRAs pueden exhibirse al mismo tiempo (simultáneas), en sucesión (secuenciales), o permanecer sin modificación durante toda la vida (fijas); si las condiciones del hábitat son altamente impredecibles (en cuanto al número de parejas potenciales, la calidad y la cantidad de competidores presentes, la disponibilidad de refugio, el riesgo potencial de predación, etc.), la selección favorecerá TRAs simultáneas.
 - Un ejemplo de estrategia secuencial es el de los polimorfismos de apareamiento en machos de lagartija manchada del norte *Uta stansburiana*. En poblaciones trimórficas de lagartijas (*Uta stansburiana*), el patrón de coloración de la garganta (determinado genéticamente por el locus OBY) y de comportamiento de los machos, se hallan asociados a diferentes tácticas de apareamiento (alternancia de fenotipos con diferentes tácticas reproductivas). (*Para profundizar el mecanismo de selección sexual dependiente de la frecuencia, similar al juego Piedra-Papel-Tijera, consultar a Sinervo y Lively, 1996*).
 - Un ejemplo de estrategia fija es el de los machos de salmón *Oncorhynchus kisutch* los cuales se constituyen en dos grupos

perfectamente discernibles a través de su diferente tamaño corporal; los machos de mayor tamaño acceden a copular con la mayor cantidad posible de hembras a través de la competencia intrasexual a través de su comportamiento agresivo, su marcada territorialidad y la búsqueda activa de hembras. Por otro lado, los machos de menor tamaño son oportunistas o satélites y acceden a copular con la mayor cantidad posible de hembras a través de apareamientos furtivos (combinan ocultamiento y rapidez), su semejanza fenotípica (tanto morfológica como comportamental) respecto a las hembras, evitando las confrontaciones intrasexuales.

- cuando las tácticas que adopta un individuo dependen de algún aspecto de su estado fisiológico, morfológico, o de su entorno ambiental, estas se denominan estrategias alternativas condicionales. En estas el individuo elige la/s táctica/s que mejor se adapte a su estado u entorno. Este tipo de TRAs ocurre cuando los machos, o las hembras, de una especie se reproducen en hábitats con diferentes características; la selección favorecerá aquellos fenotipos que conduzcan a aprovechar las oportunidades de apareamiento, maximizando su éxito reproductivo, en los distintos hábitat disponibles.
- debido a que las TRAs afectan la relación entre el costo energético invertido y los beneficios obtenidos, las tácticas seleccionadas por los individuos pueden ser utilizados como indicadores de la calidad del hábitat en los agroecosistemas (Ver Tesis de Grado para acceder al Título de Licenciado en Ciencias Biológicas "Efecto del hábitat lineal sobre las tácticas reproductivas alternativas de machos de *Calomys musculinus*" de Héctor Javier Escudero, Biblioteca Central de la Universidad Nacional de Río Cuarto, Juan Filloy, Córdoba, Argentina. http://juanfilloy.bib.unrc.edu.ar/bases_uni.php).

4.8- TÁCTICAS REPRODUCTIVAS ALTERNATIVAS EN ESPECIES MONÓGAMAS

En los sistemas naturales, la monogamia en lugar de ser un estado de acuerdo armonioso de intereses entre los sexos, generalmente presenta conflictos sexuales intensos. Así, cuando las circunstancias que condujeron a una monogamia estricta se morigeran, tanto los machos como las hembras anteriormente fieles, buscarán acceder a apareamientos adicionales por fuera de la pareja.

Esta situación en la cual uno de los miembros de la pareja es infiel, conducirá a un conflicto, el cual a su vez, conducirá a la evolución de tácticas reproductivas alternativas. Entre ellas se pueden mencionar aquellas estrategias que permitan: conseguir un padre sustituto, restringir el comportamiento de apareamiento del otro miembro de la pareja, , etc.

Principalmente este conflicto sexual conduce a la evolución de dos tácticas principales:

- **Tácticas en respuesta a un padre infiel que abandona a su compañera preñada o con crías (*el abandono por parte del macho que ha engendrado esas crías solo será compensado si la hembra puede criar sola a sus hijos*):**
 - **TRA 1-** La madre induce a otro macho a criar a sus hijos como propios (engaño de paternidad).
 - **TRA 2-** La madre afronta la situación y cría ella sola a sus hijos.
 - **TRA 3-** La madre abandona al macho y sus crías antes que lo haga el padre.
- **Tácticas que previenen la infidelidad por parte de las hembras:**

- **TRA 4-** Reticencia al apareamiento; cópula con el macho más perseverante; cortejos prolongados y costosos. (Esta estrategia también beneficia al macho para evitar criar hijos ajenos).
- **TRA5-** Las hembras copulan luego que el macho construye el nido, y/o que le provea de cantidades sustanciales de alimento (apareamiento sujeto a la inversión pre-apareamiento del macho) (Figura 4.8).

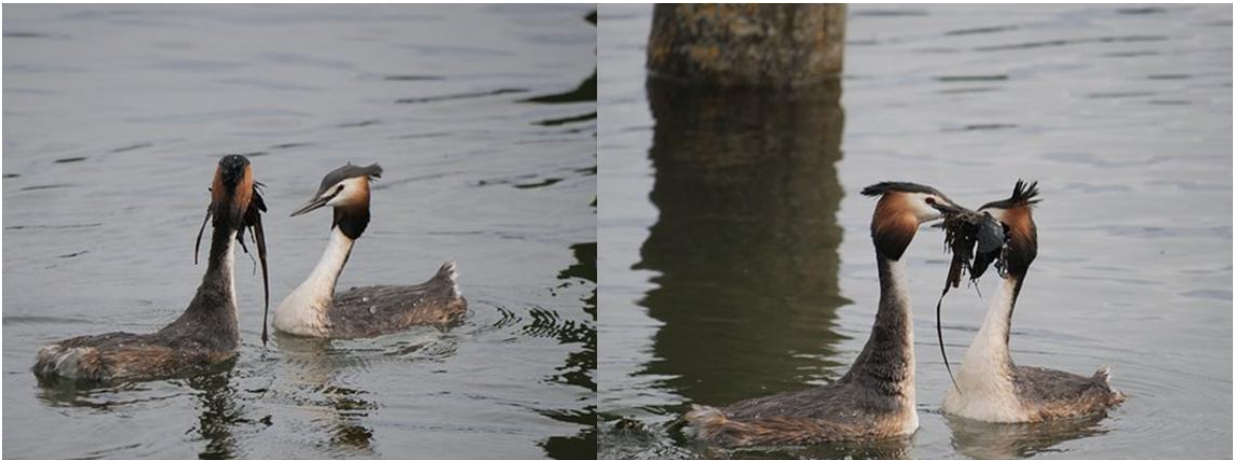


Figura 4.8: El somormujo lavanco (*Podiceps cristatus*), que habita humedales de Eurasia, África y Australia, presenta un cortejo prolongado, que incluye movimientos complejos de cabeza y cuello y la entrega de obsequios. Si bien esta especie no presenta dimorfismo sexual, los machos exhiben un plumaje dimórfico estacional. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; extraída de <https://pixabay.com/es/aguas-somormujo-lavanco-cortejo-3356279/> y <https://pixabay.com/es/aguas-aves-lago-somormujo-lavanco-3356290/>

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Agoramoorthy G, Rudran R. 1995. Infanticide by adult and subadult males in free-ranging red howler monkeys, *Alouatta seniculus*, in Venezuela. *Ethology* 99:75-88.
- Agrell J, Wolff JO, Ylönen H. 1998. Counter strategies to infanticide in mammals: costs and consequences. *Oikos* 83:507-517.
- Alcock J. 1998. *Animal Behavior and evolutionary approach*. Sixth edition. Sinauer associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts 444:510-511.
- Alcock J. 2001. *Animal Behaviour: An Evolutionary Approach*, Sinauer, 7th edition
- Aloise King ED. 2013. Sexual conflict in mammals: consequences for mating systems and life history. *Mammal Review* 43:47-58.
- Alonzo SH, Warner RR. 2000. Female Choice conflict between the sexes and the evolution of male alternative reproductive behaviours. *Evolutionary Ecology Research* 2:149-170.
- Andersson M. 1994. *Sexual Selection*. Monographs in Behavior and Ecology. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Andersson M, Simmons LW. 2006. Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology and Evolution* 21:296-332.
- Andrés JA, Morrow EH. 2003. The origin of interlocus conflict: is sex linkage important? *Journal of Evolutionary Biology* 16:219-223.
- Arnqvist G, Rowe L. 2005. *Sexual Conflict*, Princeton University Press.
- Auffray J, Debat V, Alibert P. 1999. Shape asymmetry and developmental stability. En: Chaplain MA, Singh GD, McLachlan JC. *On growth and form: spatio-temporal pattern formation in biology*. Chichester, John Wiley & Son, pp. 309-24.
- Baer B, Morgan ED, Schmid-Hempel P. 2001 A nonspecific fatty acid within the bumblebee mating plug prevents females from remating. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 98:3926-3928.

- Balmford A, Jones IL, Thomas AL. 1993. On avian asymmetry evidence of natural selection for symmetrical tails and wings in birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological sciences* 252:245-251.
- Baker RR, Bellis MA. 1988. Kamikaze sperm in mammals. *Animal Behaviour* 36:936-39.
- Bateman AJ. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2:349-368.
- Bateson PPG. 1966. The characteristics and context of imprinting. *Biological Reviews* 41:177-220.
- Bateson PPG. 1978. Early experience and sexual preference. In: *Biological Determinants of Sexual Behaviour*. (Hutchison JB, ed.) John Wiley, London.
- Bateson PPG. 1979a. Sexual imprinting and optimal outbreeding. *Nature* 273:659-660.
- Bateson PPG. 1979b. How do sensitive periods arise and what are they for? *Animal Behaviour* 27:470-486.
- Bateson PPG, Lotwick W, Scott DK. 1980. Similarities between the faces of parents and offspring in Bewick's swan and the differences between mates. *Journal of Zoology of London* 191:61-74.
- Benítez HA, Parra LE. 2011. Fluctuating Asymmetry: A Morpho-functional Tool to Measure Development Stability. *International Journal of Morphology* 29:1459-1469.
- Birkhead T, Møller AP. 1992. *Sperm Competition in Birds: Evolutionary Causes and Consequences*, Academic Press, New York.
- Birkhead TR, Møller AP. 1998. *Sperm competition and sexual selection*. London: Academic Press.
- Birkhead TR, Martinez JG, Burke T, Froman DP. 1999. Sperm mobility determines the outcome of sperm competition in the domestic fowl. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 266:1759-1764.
- Birkhead TR, Pizzari T. 2002. Postcopulatory sexual selection. *Nature Reviews: Genetics* 3:262-273.
- Birkhead TR, Hosken DJ, Pitnick S. 2009. *Sperm biology: An evolutionary perspective*. Amsterdam and London: Elsevier.
- Boggess J. 1979. Troop male membership changes and infant killing in langurs (*Presbytis entellus*). *Folia Primatologica* 32:65-107.

- Bonduriansky R, Chenoweth SF. 2009. Intralocus sexual conflict. *Trends in Ecology and Evolution* 24:280-288.
- Bradbury JW, Vehrencamp SV. 1998. *Principles of Animal Communication*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Brockmann HJ. 2001. The evolution of alternative strategies and tactics. *Advances in the Study of Behavior* 30:1-51.
- Brown RE. 1979. Mammalian social odors: a critical review. *Advances in the Study of Behavior* 10:103-162.
- Brown RE. 1985. The rodents I: effects of odours on reproductive physiology (primer effects). *Social odours in mammals*. Oxford: Clarendon Press. 1:245-344.
- Brown WM, Conk L, Grochow K, Jacobson A, Liu CK, Popovic Z, Trivers R. 2005. Dance reveals symmetry especially in young men. *Nature* 438:1148-1150.
- Bruce HM. 1959. An exteroceptive block to pregnancy in the mouse. *Nature* 184:105.
- Bruce HM. 1960. A block to pregnancy in the mouse caused by proximity of strange male. *Journal of Reproduction and Fertility* 1:96-103.
- Bruce HM. 1965. Effect of castration on the reproductive pheromones of male mice. *Journal of Reproduction and Fertility* 10:141-143.
- Brunner P, Schoepf I, Yuen CH, König B, Schradin C. 2016. Does a mouse have a friend? Mixed evidence for individual recognition in the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). *Journal of Zoology* 299: 142-149.
- Burley N. 1977. Parental investment, mate choice and mate quality. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 74:3476-3479.
- Buss DM, Haselton MG, Shackelford TK, Bleske AL, Wakefield JC. 1998. Adaptations, exaptations, and spandrels. *American Psychologist* 53:533-548.
- Cabido Quintas C. 2009. Evolución de las Señales implicadas en los procesos de selección sexual de las lagartijas serranas ibéricas (Género: *Iberolacerta*). Tesis Doctoral. Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal e Ecología Universidade da Coruña. 161P.
- Calhoun J. 1962: Population density and social pathology. *Scientific American* 206:139-148.

- Camin JH, Sokal RR. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* 19:311-326.
- Cavalli-Sforza LL, Edwards AW. 1967. Phylogenetics analysis: models and estimation procedures. *The American Society of Human Genetics* 19:233-257.
- Chapman T, Arnqvist G, Bangham J, Rowe L. 2003. Sexual conflict. *Trends in Ecology and Evolution* 18:41-47.
- Charlot M, Marx R. 1993. Londres 1851-1901: La era victoriana o el triunfo de las desigualdades. Madrid: Alianza Editorial.
- Clarke GM, McKenzie JA. 1987 Developmental stability of insecticide resistant phenotypes in the blowfly: a result of canalizing natural selection. *Nature* 325:345-346.
- Clarke GM. 1998. Developmental stability and fitness: the evidence is not quite so clear. *American Naturalist* 152:762-766.
- Clutton-Brock TH. 1988. Reproductive success. In: T.H. Clutton-Brock (Ed.), *Reproductive success*. University of Chicago Press. Pp. 472-486.
- Clutton-Brock TH. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 236:339-372.
- Clutton-Brock TH. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton.
- Clutton-Brock TH. 2009. Sexual selection in females. *Animal Behaviour* 77:3-11.
- Clutton-Brock TH, Harvey PH. 1978. Mammals, resources and reproductive strategies. *Nature* 273:191-195.
- Clutton-Brock TH, Iason GR. 1986. Sex ratio variation in mammals. *Quarterly Review of Biology* 61:339-374.
- Clutton-Brock TH, Parker GA. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *The Quarterly Review of Biology* 67:37-456.
- Crampton WGR, Albert JS. 2006. Evolution of electric signal diversity in gymnotiform fishes. Pp. 641-725 en *Communication in Fishes*. Ladich F, Collin SP, Moller P, Kapoor BG (eds.). Science Publishers Inc., Enfield, NH.
- Curtin R, Dolhinow P. 1978: Primate social behaviour in a changing world. *Journal of American Science* 66: 468-475.

- Darwin CR. 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life (1st edición), Londres: John Murray.
- Darwin CR. 1871. The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex (1st edición), Londres: John Murray.
- Davies NB. 1991. Mating systems. En: Behavioral ecology: an evolutionary approach. (eds Krebs J R, Davies N B) Oxford, Blackwell.
- Dawkins R. 1976. The selfish gene. Oxford: Oxford University Press.
- Dawkins R, Krebs JR. 1979. Arms races between and within species. Proceedings of the Royal Society of London. B, Biological Sciences 205:489-511.
- Dawkins MS, Guilford T. 1991. The corruption of honest signalling. Animal Behaviour 41:865-873.
- Day T. 2000. Sexual selection and the evolution of costly female preferences: spatial effects. Evolution 54:715-30.
- Dewsbury DA. 1982a. Dominance rank, copulatory behavior, and differential reproduction. The Quarterly Review of Biology 57:135-159.
- Dewsbury DA. 1982b. Ejaculate cost and male choice. Am Nat. 119:601-610.
- Drews C. 1993. The concept and definition of dominance in animal behaviour. Behaviour 125:283-313.
- Dusenbery DB. 1992. Sensory Ecology. New York: WH Freeman and Company.
- Ebensperger LA, Blumstein DT. 2007. Nonparental infanticide. In: Wolff JO, Sherman PW (eds) Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, pp 267-279.
- Eberhard WG. 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Eberhard WG. 1998. Importancia de la elección críptica femenina para la etología. Etología 6:1-8.
- Eberhard WD. 2000. Criteria for demonstrating postcopulatory female choice. Evolution 54:1047-1050.

- Eberhard WG. 2002. Female resistance or screening? Male force versus selective female cooperation in intromission in sepsid flies and other insects. *Revista de Biología Tropical* 50:485-505.
- Eberhard WG. 2004. Rapid divergent evolution of sexual morphology: Comparative tests of antagonistic coevolution and traditional female choice. *Evolution* 58:1947-1970.
- Eberhard WG. 2005. Evolutionary conflicts of interests: are female sexual decisions different? *America Naturalist* 165:19-25.
- Eberhard WG. 2006. Sexually antagonistic coevolution in insects is associated with only limited morphological diversity. *Journal of Evolutionary Biology* 19:657-681.
- Eberhard WG. 2009. Postcopulatory sexual selection: Darwin's omission and its consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 25-32.
- Eberhard WG, Cordero C. 2003. Sexual conflict and female choice. *Trends in Ecology and Evolution* 18:438-439.
- Eccard JA, Jokinen I, Ylönen H. 2011. Loss of density-dependence and incomplete control by dominant breeders in a territorial species with density outbreaks. *BMC Ecology* 11:1-16.
- Eccard JA, Dammhahn M, Ylönen H. 2017. The Bruce effect revisited: is pregnancy termination in female rodents an adaptation to ensure breeding success after male turnover in low densities? *Oecologia* 185:81-94.
- Edwards AW, Cavalli-Sforza LL. 1963. The reconstruction of evolution. *Annals of Human Genetics* 27:104-105.
- Edwards AW, Cavalli-Sforza LL. 1964. Reconstruction of evolutionary tree. *Systematics Association Publication* 6:67-76.
- Eisenberg JF, DG Kleiman. 1972. Olfactory communication in mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:1-31.
- Emlen ST, Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
- Emlen ST, Wrege PH. 2004. Division of labour in parental care behaviour of a sex role-reversed shorebird, the wattled jacana. *Animal Behaviour* 68:847-855.

- Endler JA. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *American Naturalist* 139:125-153.
- Endler JA. 1993. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. B, Biological sciences* 340:215-225.
- Evans MR. 1993. Fluctuating asymmetry and long tails: the mechanical effects of asymmetry may act to enforce honest advertisement. *Proceedings of the Royal Society of London. B, Biological sciences* 253:205-9.
- Ferkin MH, ES Sorokin, MW Renfro, RE Johnston. 1994. Attractiveness of male odors to females varies directly with plasma testosterone concentration in meadow voles. *Physiology and Behavior* 55:347-353.
- Fisher RA. 1915. The evolution of sexual preference. *Annals of Genetics Review* 7:184-92.
- Fisher RA. 1937. The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Genetics Review* 7:353-367.
- Fiske P, Amundsen T. 1997. Female bluethroats prefer males with symmetric colour bands. *Animal Behaviour* 54 81-87.
- Font E, Carazo P. 2009. La Evolución de la Comunicación Animal. En: *Evolución y Adaptación: 150 años después del Origen de las Especies*. Editores: Dopazo H, Navarro A. SESBE Publisher, Valencia.
- Fromhage L, Schneider JM. 2012. A mate to die for? A model of conditional monogyny in cannibalistic spiders. *Ecology and Evolution* 2:2572-2582.
- Fuller RC, Houle, D. 2003 Inheritance of developmental instability. In *Developmental instability: causes and consequences* (ed. M. Polak), pp. 157-183. New York, NY: Oxford University Press.
- Gack C, Peschke K. 1994. Spermathecal morphology, sperm transfer and a novel mechanism of sperm displacement in the rove beetle, *Aleochara curtula* (Coleoptera, Staphylinidae). *Zoomorphology* 114:227-237.
- Gage MJG, Baker RR. 1991. Ejaculate size varies with socio-sexual situation in an insect. *Ecological Entomology* 16:331-337.

- Gage MJG, Morrow EH. 2003 Experimental evidence for the evolution of numerous, tiny sperm via sperm competition. *Current Biology* 13:754-757.
- Gage MJG, Macfarlane CP, Yeates S, Ward RG, Searle JB, Parker GA. 2004 Spermatozoal traits and sperm competition in Atlantic salmon: relative sperm velocity is the primary determinant of fertilization success. *Current Biology* 14:44-47.
- Gaulin S, FitzGerald R. 1986. Sex differences in spatial ability: an evolutionary hypothesis and test. *American Naturalist* 127:74-88.
- Gaulin S, FitzGerald R. 1988. Home range size as a predictor of mating systems in *Microtus*. *Journal of Mammalogy* 69:311-319.
- Gibson G, Wagner G. 2000 Canalization in evolutionary genetics: a stabilizing theory. *BioEssays* 22:372-380.
- Gould SJ, Vrba ES. 1982. Exaptation, a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8:4-15.
- Gould SJ. 1991. Exaptation: A Crucial Tool for an Evolutionary Psychology. *Journal of Social Issues* 47:43-65.
- Graham JH, Siegel MI, Anistranski J. 1993. Antisymmetry, directional asymmetry and dynamic morphogenesis. *Genetica* 89:121-137.
- Gross MR, Suk HY, Robertson CT. 2007. Courtship and genetic quality: asymmetric males show their best side. *Proceedings of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* 274:2115-2122.
- Guilford T, Dawkins MS. 1991. Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Animal Behaviour* 42:1-14.
- Guilford T, Dawkins MS. 1993. Receiver psychology and the design of animal signals. *Trends in Neurosciences* 16:430-436.
- Grafen A. 1990. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology* 144:517-546.
- Granado Lorenzo C. 2000. Ecología de comunidades: el paradigma de los peces de agua dulce. Sevilla: Universidad de Sevilla. p. 282.
- Hailman JP. 1977. Optical signals :animal communication and light Bloomington. Indiana University Press.

- Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 7:1-52.
- Hamilton WD, Zuk M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218:384-387.
- Hammerstein P, Parker GA. 1982. The asymmetric war of attrition. *Journal of Theoretical Biology* 96:647-682.
- Hammerstein P, Parker GA. 1987. Sexual selection: Games between the sexes. In *Sexual selection: Testing the alternatives* (ed. Bradbury JW, Andersson MB), pp. 119-142. Wiley, Hoboken, NJ.
- Harcourt AH, Harvey PH, Larson SG, Short RV. 1981. Testis weight, body weight, and breeding system in primates. *Nature* 293:55-57.
- Hegarty M, Montello DR, Richardson AE, Ishikawa T, Lovelace K. 2006. Spatial abilities at different scales: Individual differences in aptitude-test performance and spatial-layout learning. *Intelligence* 34:151-176.
- Hiebeler D. 2004. Competition between near and far dispersers in spatially structured habitats. *Theoretical Population Biology* 66:205-218.
- Hladký V, Havlíček J. 2013. Was Tinbergen an Aristotelian? Comparison of Tinbergen's Four Whys and Aristotle's Four Causes. *Human Ethology Bulletin* 28:3-11.
- Hoffmann AA, Woods RE. 2003. Associating environmental stress with developmental stability: problems and patterns. In: *Developmental instability: causes and consequences* (Polak M ed.), Oxford Univ. Press, Oxford, p. 387-401.
- Holland B, Rice WR. 1998. Perspective: Chase-Away Sexual Selection: Antagonistic Seduction Versus Resistance". *Evolution* 52:1-7.
- Hölldobler B, Wilson EO. 1994. *Journey to the Ants: a Story of Scientific Exploration*. Harvard University Press.
- Hollmann M, Engelmann J, von der Emde G. 2008. Distribution, density and morphology of electroreceptor organs in mormyrid weakly electric fish: anatomical investigations of a receptor mosaic. *Journal of Zoology* 276:149-158.
- Holmes WG. 1977: Cannibalism in the arctic ground squirrel (*Spermophilus parryii*). *Journal of Mammalogy* 58:437-438.

- Hosken DJ, Stockley P. 2004. Sexual selection and genital evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19:87-93.
- Houle D. 2000 A simple model of the relationship between asymmetry and developmental stability. *Journal of Evolutionary Biology* 13:720-730.
- Hoyme HE. 1993 Minor anomalies: diagnostic clues to aberrant human morphogenesis. *Genetica* 89:307-315.
- Hrdy SB. 1979. Infanticide among mammals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology* 1:13-40.
- Hurst JL. 2009. Female recognition and assessment of males through scent. *Behavioural Brain Research*. 200:295-303.
- Huxley JS. 1938. Species Formation and Geographical Isolation. 150th Anniversary celebrations of the Linnean Society of London; Proceedings of the Linnean Society of London pp. 253-264.
- Ims RA. 1987. Responses in Spatial Organization and Behaviour to Manipulations of the Food Resource in the Vole *Clethrionomys rufocanus*. *The Journal of Animal Ecology* 56, Nº 2.
- Insel TR, Hulihan TJ. 1995. A gender-specific mechanism for pair bonding: oxytocin and partner preference formation in monogamous voles. *Behavioral Neuroscience* 109:782-789.
- Insel TR, Young LJ. 2001. The neurobiology of attachment. *Nature Reviews Neuroscience* 2:129-136.
- Janson CH, van Schaik CP. 2000: The behavioral ecology of infanticide by males. In: *Infanticide by males and its implications* (van Schaik, C.P. & Janson, C.H., eds.). Cambridge, University Press, pp. 467-494.
- Jennions MD, Petrie M. 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews* 75:21-64.
- Johnston RE. 1983. Chemical signals and reproductive behavior. In: Vandenberg, J.G. (Ed.), *Pheromones and Reproduction in Mammals*. Academic Press, Orlando, pp. 3-37.

- Johnston RE, A Derzie, G Chiang, P Jernigan, HC Lee. 1993. Individual scent signatures in golden hamsters, *Mesocricetus auratus*. *Animal Behaviour* 45:1061-1070.
- Johnstone RA. 1995 Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence. *Biological reviews* 70:1-65.
- Jones KL. 2006 Smith's recognizable patterns of human malformation. Philadelphia, PA: Elsevier Saunders.
- Kaplan G. 2014. Animal communication. *WIREs Cognitive Science* 5:661-677.
- Kvarnemo CH, Simmons LW. 2013. Polyandry as a mediator of sexual selection before and after mating. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B. Biological Sciences* 368:1-16.
- Kimura D. 1993. Neuromotor mechanisms in human communication. Oxford, Oxford University Press.
- King C, Winstanley T, Innes J, Gleeson D. 2014. Multiple paternity and differential male breeding success in wild ship rats (*Rattus rattus*). *New Zealand Journal of Ecology* 38:76-85.
- Kleiman DG. 1977. Monogamy in mammals. *The Quarterly Review of Biology* 52:39-69.
- Kleiman DG. 1981. Correlations among life history characteristics of mammalian species exhibiting two extreme forms of monogamy. In *Natural selection and social behavior*, ed. R. D. Alexander and D. W. Tinkle, 332– 44. Oxford: Blackwell Scientific.
- Klingenberg CP. 2003. A developmental perspective on developmental instability: theory, models, and mechanisms. En: Polak M. *Developmental Instability: Causes and Consequences*. Oxford, Oxford University Press. pp. 13-34.
- Kokko H, Jennions MD. 2008. Parental investment, sexual selection and sex ratios. *Journal of Evolutionary Biology* 21:919-948.
- Kokko H, Jennions MD. 2017. The Relationship between Sexual Selection and Sexual Conflict. *Cold Spring Harbor Harb Perspectives in Biology* 2014;6:a017517.
- Koprowski JL. 1992. Removal of copulatory plugs by females tree squirrels. *Journal of Mammalogy* 73:572-576.

- Korpela K, Sundell J, Ylönen H. 2010. Density dependence of infanticide and recognition of pup sex in male bank voles. *Behaviour* 147: 871-881.
- Krebs JR, Davies NB. 1993. *An Introduction to Behavioral Ecology*. Third Edition. Blackwell Publishing, 420 P.
- Krebs JR, Davies NB. 1997. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Fourth edition. Blackwell Publishing, 456 P.
- Kruczek M. 1994. Responses of female bank voles *Clethrionomys glareolus* to male chemosignals. *Acta Theriologica* 39:249-255.
- Kruczek M. 1997. Male rank and female choice in the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. *Behavioural Processes* 40:171-176.
- Lavoué S, Sullivan JP, Hopkins CD. 2003. Phylogenetic utility of the first two introns of the S7 ribosomal protein gene in African electric fishes (Mormyroidea: Teleostei) and congruence with other molecular markers. *Biological Journal of the Linnean Society* 78:273-292.
- Lavoué S, Arnegarda ME, Sullivan JP, Hopkins CD. 2008. Petrocephalus of Odzala offer insights into evolutionary patterns of signal diversification in the Mormyridae, a family of weakly electrogenic fishes from Africa». *Journal of Physiology* 102:322-339.
- Leamy LJ, Klingenberg CP. 2005 The genetics and evolution of fluctuating asymmetry. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:1-21.
- Leary RF, Allendorf FW. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: Implications for conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 4:214-217.
- Lee JS. 2005. Alternative reproductive tactics and status-dependent selection. *Behavioral Ecology* 16:566-570.
- Lessells C M. 1999 Sexual conflict in animals. In *Levels of selection in evolution* (ed. L. Keller), pp. 75-99. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Lessells CM. 2005. Why are males bad for females? Models for the evolution of damaging male mating behaviour. *American Naturalist* 165:46-63.
- Lessells CM. 2006 The evolutionary outcome of sexual conflict. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 361:301-317.

- Lessells CM, Parker GA. 1999 Parent–offspring conflict: the full-sib–half-sib fallacy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 266:1637-1643.
- Leung B, Forbes MR. 1997. Modelling fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness. *Oikos* 78:397-405.
- Lonstein JS, De Vries GJ. 2000. Sex differences in the parental behavior of rodents. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 24:669-686.
- Lopuch S, Matula B. 2008. Is there a relationship between dominance rank and condition in captive male bank voles, *Clethrionomys glareolus*? *Acta Ethologica* 11:1-5.
- Lorenz K. 1950. The comparative method in studying innate behaviour patterns. *Symposium of the Society Experimental Biology* 4:221-268.
- Lorenz K. 1966. *On Aggression*. New York: Harcourt, Brace & World.
- Lorenz K. 1972. Comparative studies on the behavior of Anatinae. In *function and Evolution of Behavior: An Historical Sample from the Pens of Ethologists*, ed. P. H. Klopfer and J. P. Hailman. Reading, MA: Addison-Wesley.
- Lorenz K, Leyhausen P. 1985. *Biología del Comportamiento*. Siglo Veintiuno Argentina editores, décima edición, Pp.322.
- Loughran MFE. 2007. Social organization of the male field vole (*Microtus agrestis*): a case of transient territoriality? *Annales Zoologici Fennici* 44: 97-106.
- Lukas D, Clutton-Brock TH, 2013. The Evolution of Social Monogamy in Mammals. *Science* 341:526-530.
- Lukas D, Huchard E. 2014. The evolution of infanticide by males in mammalian societies. *Science* 346:841-844.
- Mahady SJ, Wolff JO. 2002. A field test of the Bruce effect in the monogamous prairie vole (*Microtus ochrogaster*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52:31-37.
- Mank JE. 2009. Sex chromosomes and the evolution of sexual dimorphism: lessons from the genome. *American Naturalist* 173:141-150.
- Martín J, Moreira PL, López P. 2007. Status signalling chemical badges in male Iberian rock lizards. *Functional Ecology* 21:568-576.
- Maynard Smith J. 1972. *On Evolution*. Edinburgh University Press.

- Maynard Smith J. 1982. Evolution and the Theory of Games. Cambridge University Press.
- Maynard-Smith J, Harper D. 2003. Animals Signals. New York: Oxford University press.
- Mayr E. 2001. What Evolution Is (Science Masters Series) Phoenix Paperback First published in Great Britain in 2002 by Weidenfeld & Nicolson.
- McGuire B, Getz LL. 2010. Alternative male reproductive tactics in a natural population of prairie voles *Microtus ochrogaster*. Acta Theriologica 55:261-270.
- McGurk DJ, Frost J, Eisenbraun EJ, Vick K, Drew WA, Young J. 1966. Volatile compounds in ants: Identification of 4-methyl-3-heptanone from *Pogonomyrmex* ants. Journal of Insect Physiology.12: 1435-1441.
- Merila J. 1997. Antagonistic natural selection revealed by molecular sex identification of nestling collared flycatchers. Molecular Ecology 6:1167-1175.
- Minder AM, Hosken DJ, Ward PI. 2005. Coevolution of male and female reproductive characters across the Scathophagidae (Diptera). Journal of Evolutionary Biology 18:60-69.
- Møller AP. 1991. Sexual selection in the monogamous barn swallow (*hirundo rustica*). I. Determinants of tail ornament size. Evolution 45:1823-1836.
- Møller AP. 1992. Female swallow preference for symmetrical male sexual ornaments. Nature 357:238-240.
- Møller AP. 1993. Morphology and sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica* in Chernobyl, Ukraine. Proceedings of the Royal Society of London. B, Biological Serie 252:51-57.
- Møller AP. 1994. Sexual selection in the barn swallow (*Hirundo rustica*). IV. Patterns of fluctuating asymmetry and selection against asymmetry. Evolution 48:658-670
- Møller AP, Pomiankowski A. 1993. Fluctuating asymmetry and sexual selection. Genetica 89:267-279.
- Møller AP, Tegelstrom H. 1997. Extra-pair paternity and tail ornamentation in the barn swallow *Hirundo rustica*». Behavioral Ecology and Sociobiology. 41: 353-360.
- Møller AP, Swaddle JP. 1997. Asymmetry, developmental stability, and evolution. Oxford University Press, Oxford.

- Møller AP, Thornhill R. 1998 Bilateral symmetry and sexual selection: a meta-analysis. *American Naturalist* 151:174-192.
- Møller AP, Cuervo JJ. 2003. Asymmetry, size, and sexual selection: factors affecting heterogeneity in relationships between asymmetry and sexual selection. En: Polak, M. *Developmental Instability: Causes and Consequences*. Oxford, Oxford University Press, pp.262-275.
- Neff BD, Svensson EI. 2013. Polyandry and alternative mating tactics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368:20120045. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2012.0045>.
- Nelson J. 1995a. Intrasexual competition and spacing behaviour in males of the field vole, *Microtus agrestis*, as revealed under constant female density and spatial distribution. *Oikos* 73:9-14.
- Nelson J. 1995b. Determinants of male spacing behavior in microtines: An experimental manipulation of female spatial distribution and density. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37:217-232.
- Nijhout HF, Davidowitz G. 2003. Developmental perspectives on phenotypic instability, canalization, and fluctuating asymmetry. En: Polak, M. *Developmental Instability: Causes and Consequences*. Oxford, Oxford University Press. pp. 3-13.
- Oleksyk TK, Novak JM, Purdue JR, Gashchak SP, Smith MH. 2004. High levels of fluctuating asymmetry in populations of *Apodemus flavicollis* from the most contaminated areas in Chornobyl. *Journal of Environmental Radioactivity* 73:1-20.
- Olson TM. 1993. Infanticide in brown bears, *Ursus arctos*, at Brooks River, Alaska. *Canadian Field Naturalist* 107:92-94.
- Opperbeck A, Ylönen H, Klemme I. 2012. Infanticide and population growth in the bank vole (*Myodes glareolus*): the effect of male turnover and density. *Ethology* 118:178-186.
- Orians G. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *American Naturalist* 103:589-603.

- Ostfeld RS. 1985. Limiting Resources and Territoriality in Microtine Rodents. *The American Naturalist* 126:1-15.
- Ostfeld RS. 1986. Territoriality and Mating System of California Voles. *The Journal of Animal Ecology* 55: 691-706.
- Palmer AR. 1994. Fluctuating asymmetry analyses: A Primer, in: Markow, T.A. (Ed.), *Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications*. Kluwer, Netherlands, pp. 335-364.
- Palmer AR, Strobeck C. 1986. Fluctuating asymmetry: Measurement, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:391-421.
- Palombit RA. 2015. Infanticide as sexual conflict: coevolution of male strategies and female counterstrategies. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* pii: a017640. doi: 10.1101/cshperspect.a017640.
- Pankakoski E, Koivisto I, Hyvarinen H. 1992. Reduced developmental stability as an indicator of heavy metal pollution in common shrew *Sorex arvensis*. *Acta Zoologica Fennica* 191:137-144.
- Parker GA. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences. *Biological Reviews* 45:525-567.
- Parker GA. 1979. Sexual selection and sexual conflict. In *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects* (Blum, M.S. and Blum, N.A., eds), pp. 123–166, Academic Press.
- Parker GA. 1983. Mate quality and mating decisions. In *Mate choice* (ed. P. Bateson), pp. 141–164. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Parker GA. 1997. Sperm Competition and Sexual Selection, eds Birkhead T, Møller AP (Academic, New York), pp 3-54.
- Parker GA. 2006. Behavioural ecology: the science of natural history. In *Essays on animal behaviour: celebrating 50 years of animal behaviour* (ed. JR. Lucas, LW. Simmons), p. 2. Amsterdam: Elsevier.
- Parker GA, Birkhead TR. 2013. Polyandry: the history of a revolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B. Biological Sciences* 368:1–13.

- Parmigiani S, Sgoifo A, Mainardi D. 1988. Parental aggression displayed by female mice in relation to the sex, reproductive status and infanticidal potential of conspecific intruders. *Monitore Zoologico Italiano* 22:193-201.
- Parmigiani S, Palanza P, Mainardi D, Brain PF. 1994. Infanticide and protection of young in house mouse (*Mus domesticus*): female and male strategies. In: Parmigiani S, von Saal FS (eds). *Infanticide and parental care* Harwood Academic Publishers, Chur, Switzerland, pp 341-363.
- Parsons PA. 1992. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity* 68:361-364.
- Paul A. 2002. Sexual Selection and Mate Choice. *International Journal of Primatology* 23:877-904.
- Pischedda A, Chippindale AK. 2006. Intralocus sexual conflict diminishes the benefits of sexual selection. *PLoS Biology* doi.org/10.1371/journal.pbio.0040356.
- Pizzari T, Foster KR. 2008. Sperm sociality: Cooperation, altruism, and spite. *PLoS Biology* 130:925-931.
- Polak M, Starmer WT. 2005 Environmental origins of sexually selected variation and a critique of the fluctuating asymmetry-sexual selection hypothesis. *Evolution* 59:577-585.
- Polak M, Taylor PW. 2007. A primary role of developmental instability in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London. B, Biological sciences* 274:3133-3140.
- Price DK, Burley NT. 1993. Constraints on the evolution of attractive traits: genetic (co)variance of zebra finch bill colour. *Heredity* 71:405-412.
- Pusch R, von der Emde G, Hollmann M, Bacelo J, Nöbel S, Grant K, Engelmann J. 2008. Active sensing in a mormyrid fish – Electric images and peripheral modifications of the signal carrier give evidence of dual foveation. *Journal of Experimental Biology* 211:921-934.
- Pusenius J, Viitala J. 1993. Varying spacing behaviour of breeding field voles, *Microtus agrestis*. *Annales Zoologici Fennici* 30:143-152.

- Quarnström A, Forsgren E. 1998. Should females prefer dominant males? Trends in Ecology and Evolution 13:498-501.
- Rand AS, Ryan MJ, Wilczynski W. 1992. Signal redundancy and receiver permissiveness in acoustic mate recognition by the tungara frog, *Physalaemus pustulosus*. American Zoologist 32:81-90.
- Rhodes G, Simmons LW. 2007 Symmetry, attractiveness and sexual selection. In Oxford handbook of evolutionary psychology (eds L. Barrett & R. Dunbar), pp. 333–364. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Rice WR. 1984. Sex chromosomes and the evolution of sexual dimorphism. Evolution 38:735-742.
- Rice WR. 1996. Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution. Nature 381:232-234.
- Rice WR. 1998. Intergenomic conflict, interlocus antagonistic coevolution, and the evolution of reproductive isolation. In Endless forms: species and speciation (ed. D. J. Howard & S. H. Berlocher), pp. 261-270. Oxford: Oxford University Press.
- Rice WR, Holland B. 1997. The enemies within: intergenomic conflict, interlocus contest evolution (ICE), and the intraspecific Red Queen. Behavioral Ecology and Sociobiology 41:1-10.
- Rice WR, Chippindale AK. 2001. Intersexual ontogenetic conflict. Journal of Evolutionary Biology 14:685-693.
- Rich TJ, JL Hurst. 1998. Scent marks as reliable signals of the competitive ability of mates. Animal Behaviour 56:727-735.
- Rich TJ, JL Hurst. 1999. The competing countermarks hypothesis: reliable assessment of competitive ability by potential mates. Animal Behaviour. 58:1027-1037.
- Rosenthal GG, Servedio MR. 1999. Chase-away sexual selection: resistance to “resistance”. Evolution 53:296-299.
- Rutberg AT. 1987. Adaptive hypotheses of birth synchrony in ruminants: An interspecific test. American Naturalist 130:692-710.

- Ryan MJ. 1985. The Túngara Frog: A Study in Sexual Selection and Communication. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Ryan MJ. 1988. Energy, calling and selection. *American Naturalist* 28:885-898.
- Ryan MJ, Rand AS. 1993a. Sexual selection and signal evolution: the ghost of biases past. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 340:187-195.
- Ryan MJ, Rand AS. 1993b. Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. *Evolution* 47:647-657.
- Ryan MJ, Cocroft RB, Wilczynski W. 1990a. The role of environment selection in intraspecific divergence of mate recognition signals in the cricket frog, *Acris crepitans*. *Evolution* 44:1869-1872.
- Ryan MJ, Fox JH, Wilczynski W, Rand AS. 1990b. Sexual selection for sensory exploitation in the frog *Physalaemus pustulosus*. *Nature* 343:66-67.
- Saino N, Romano M, Sacchi R, Ninni P, Galeotti P, Møller AP. 2003. Do male barn swallows (*Hirundo rustica*) experience a trade-off between the expression of multiple sexual signals?». *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 54:465-471.
- Schradin C, Lindholm AK. 2011. Relative fitness of alternative male reproductive tactics in a mammal varies between years. *Journal of Animal Ecology* 80:908-917.
- Schradin C, Pillay N. 2014. Absence of reproductive suppression in young adult female striped mice living in their natal family. *Animal Behaviour* 90:141-148.
- Schubert M, Schradin C, Rödel HG, Pillay N, Ribble DO. 2009. Male mate guarding in a socially monogamous mammal, the round-eared sengi: on costs and trade-offs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64:257–264.
- Schulz A. 2013. Exaptation, Adaptation, and Evolutionary Psychology. *History and Philosophy of the Life Sciences* 35:193-212.
- Schwagmeyer PL. 1988. Scramble-competition polygyny in an asocial mammal: male mobility and mating success. *American Naturalist* 131:885-892.
- Schwagmeyer PL. 1994. Competitive mate-searching in thirteen-lined ground squirrels (Mammalia, Sciuridae): potential roles of spatial memory. *Ethology* 98:265-276.

- Scott J. 1982. The upper classes : property and privilege in Britain. London : Macmillan, 1982.
- Shapiro AM, Porter AH. 1989. The lock-and-key hypothesis: Evolutionary and biosystematic interpretation of insect genitalia. *Annual Review of Entomology* 34:231-245.
- Shuster SM, Wade MJ. 2003. Mating systems and strategies. Princenton University Press, Princenton.
- Simmons LW. 2001. Sperm Competition and its Evolutionary Consequences in the Insects (Princeton Univ Press, Princeton).
- Simmons LW, Tomkins JL, Manning JT. 1995 Sampling bias and fluctuating asymmetry. *Animal Behaviour* 49:1697-1699.
- Sinervo B, Lively CM. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature* 380:240-243.
- Smith RJ. 1974: Cannibalism by confined cottontail rabbits. *Journal of Wildlife Management* 38:576-578.
- Sober E, Wilson DS. 1998. *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior* Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Solomon NG, Keane B. 2007. Reproductive strategies in female rodents. In: *Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective* (Wolff JO, Sherman PW. eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois, pp. 42-56.
- Sommaro LV, Chiappero MB, Vera NS, Coda JA, Priotto JW, Steinmann AR. 2015. Multiple paternity in a wild population of the corn mouse: its potential adaptive significance for females. *Journal of mammalogy* 96:908-917.
- Spritzer MD. 2003. Spatial ability, dominance rank, and sexual selection among meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). PhD thesis, Miami University.
- Spritzer MD, Solomon NC, Meikle DB. 2005a. Influence of scramble competition for mates upon the spatial ability of male meadow voles. *Animal Behaviour* 69: 375-386.
- Spritzer MD, Meikle DB, Solomon NC. 2005b. Female choice based on male spatial ability and aggressiveness among meadow voles. *Animal Behaviour* 69:1121-1130.

- Steinmann AR. 2013. Ecología comportamental: una introducción al estudio del comportamiento animal. Editorial. UniRío editora. ISBN: 978-987-688-031-2 Ciudad de Río Cuarto, Provincia de Córdoba, Argentina. 212 P.
- Steinmann AR. 2017. Spacing behaviour and social and genetic mating system in corn mouse. Lambert Academic Publishing. Saarbrücken, Germany. ISBN: 978-3-330-06140-8. 82 P.
- Steinmann AR, Bonatto MF. 2015. Ecología comportamental: una introducción al estudio del comportamiento animal. Segunda Edición. Editorial. UniRío editora. ISBN: 978-987-688-141-8. Ciudad de Río Cuarto, Provincia de Córdoba, Argentina. 258 P.
- Stewart AD, Morrow EH, Rice WR. 2005. Assessing putative interlocus sexual conflict in *Drosophila melanogaster* using experimental evolution. Proceedings of the Royal Society of London. B, Biological sciences 272:2029-2035.
- Stockley P. 2003. Female multiple mating behaviour, early reproductive failure and litter size variation in mammals. Proceedings of the Royal Society of London. B, Biological sciences 270:271-278.
- Storey AE, French RJ, Payne R. 1995. Sperm Competition and Mate Guarding in Meadow Voles (*Microtus pennsylvanicus*). Ethology 101:265-279.
- Sullivan JP, Lavoué S, Hopkins CD. 2000. Molecular systematics of the African electric fishes (Mormyroidea: Teleostei) and a model for the evolution of their electric organs. Journal of Experimental Biology 203:665-683.
- Swaddle JP. 1999 Visual signalling by a symmetry: a review of perceptual processes. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 354:1383-1393.
- Swaddle JP, Cathey MG, Correll M, Hodkinson BP. 2005. Socially transmitted mate preferences in a monogamous bird: a non-genetic mechanism of sexual selection. Proceedings of the Royal Society of London. B, Biological sciences 272:1053-1058.
- Taborsky M, Oliveira RF, Brockmann HJ. 2008. The evolution of alternative reproductive tactics: concepts and questions. In: Alternative reproductive

- tactics, R. Oliveira, M. Taborsky and H.J. Brockmann (eds.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Thomas SA. 2002. Scent marking and mate choice in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Animal Behaviour* 63:1121-1127.
- Thomas SA, JO Wolff. 2002. Scent marking in voles: a reassessment of counter marking, over marking, and self advertisement. *Ethology* 108:51-62.
- Thompson FML. 1988. The rise of respectable society. A social history of Victorian Britain. 1830-1900. Londres: Fontana.
- Thornhill R. 1976a, Sexual selection and paternal investment in insects. *American Naturalist* 110:153-163.
- Thornhill R. 1976b. Sexual selection and nuptial feeding behavior in *Bittacus apicalis* (Mecoptera: Bittacidae). *American Naturalist* 110:529-548.
- Thornhill R. 1977. The comparative predatory and sexual behaviour of hangingflies (Mecoptera: Bittacidae). *Occasional papers of the Museum of Zoology of the University of Michigan* 677:1-43.
- Thornhill R. 1979. Male and female sexual selection and the evolution of mating strategies in insects. In: *Reproductive Competition and Sexual Selection*. (Ed. by M. & N. Blum), pp. 81-121. New York: Academic Press.
- Thornhill R. 1980. Rape in *Panorpa* scorpionflies and a general rape hypothesis. *Animal Behaviour* 28:52-59.
- Thornhill R. 1981. *Panorpa* (Mecoptera: Panorpidae) scorpionflies: systems for understanding resource defense polygyny and alternative male reproductive efforts. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12:355-364.
- Thornhill R. 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *American Naturalist* 122:765-788.
- Thornhill R, Alcock J. 1983. The evolution of insect mating systems. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Tinbergen N. 1948. Social releasers and the experimental methods required for their study. *Wilson Bull* 60:6-52.
- Tinbergen N. 1951. The study of instinct. Oxford: Clarendon Press.

- Tinbergen N. 1953. Social Behaviour in Animals: With Special Reference to Vertebrates. Methuen & Co.
- Tinbergen N. 1957. The functions of territory. *Bird Study* 4: 14 - 27.
- Tinbergen N. 1963. On Aims and Methods of Ethology, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20:410-433.
- Tomkins JL, Simmons LW. 1998. Female choice and manipulations of forceps size and symmetry in the earwig *Forficula auricularia*. *Animal Behaviour* 56:347-356.
- Tomkins JL, Simmons LW. 2003. Fluctuating asymmetry and sexual selection: paradigm shifts, publication bias, and observer expectation. In: Polak, M. *Developmental Instability: Causes and Consequences*, Oxford University Press, Oxford, pp. 231-261.
- Tomkins JL, Hazel WN. 2007. The status of the conditional evolutionary stable strategy. *Trends in Ecology and Evolution* 22:522-528.
- Trivers RL. 1972. Parental investment and sexual selection. En: *Sexual selection and the descent of man*. (ed Campbell B), Chicago, Aldine.
- Van Dongen, S. 2006 Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future. *Journal of Evolutionary Biology* 19:1727-1743.
- Van Schaik CP, Janson CH, eds. 2000. *Infanticide by males and its implications*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Van Valen L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16:125-142.
- Vera-Ramírez N, Martínez-Martínez A, Bojórquez Rangel G. 2012. *Uta stansburiana*: una ventana a la evolución de las estrategias reproductivas. *Acta Universitaria* 22:5-11, ISSN: 0188-6266, Universidad de Guanajuato, Guanajuato, México.
- Verner J. 1964. Evolution of polygamy in the long-billed marsh wren. *Evolution* 18:252-261.
- von der Emde G, Amey M, Engelmann J, Fetz S, Folde C, Hollmann M, Metzen M, Pusch R. 2008. Active Electrolocation in *Gnathonemus petersii*: Behavior, Sensory Performance and Receptor Systems». *Journal of Physiology* 102:279-290.

- von Kuerthy C, Tschirren L, Taborsky M. 2015. Alternative reproductive tactics in snail shell-brooding cichlids diverge in energy reserve allocation. *Ecology and Evolution* 5(10):2060-9. doi: 10.1002/ece3.1495. Epub 2015.
- Waage JK. 1979. Dual function of the damselfly penis: Sperm removal and transfer. *Science* 203:916-918.
- Waddington CH. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150:563-5.
- Wagner G, Booth G, Bagheri-Chaichian H. 1997 A population genetic theory of canalization. *Evolution* 51:329-347.
- Wang Z, Young LJ, Liu Y, Insel TR. 1997. Species differences in vasopressin receptor binding are evident early in development: comparative anatomic studies in prairie and montane voles. *Journal of Comparative Neurology* 378:535-46.
- Wang ZX, Liu Y, Young LJ, Insel TR. 2000. Hypothalamic vasopressin gene expression increases in both males and females postpartum in a biparental rodent. *Journal of Neuroendocrinology* 12:111-120.
- Wang ZX, Aragona BJ. 2004. Neurochemical regulation of pair bonding in male prairie voles. *Physiology and Behavior* 83:319-328.
- Waterman J. 2007. Cap: Male Mating Strategies in rodents. En: *Rodent Societies. An Ecological, Evolutionary Perspective*. (eds Wollff J O and Sherman P W). University of Chicago Press.
- Watson PJ, Thornhill R. 1994 Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 9:21-25.
- West-Eberhard MJ. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. New York: Oxford University Press.
- Williams GC. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: University Press.
- Williams GC. 1975. *Sex and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Wilson DS, Sober E. 1994: Reintroducing group selection to the human behavioral sciences; *Behavioral and Brain Sciences* 17:585-654.
- Wilson DS, Wilson EO. 2007. Rethinking the Theoretical Foundation of Sociobiology. *Quarterly Review of Biology* 82:327-48.
- Wilson EO. 1971. *The Insect Societies*. Belknap Press. Cambridge, Mass.

- Wilson EO. 1975. Sociobiology. Cambridge: Harvard University press.
- Wilson EO. 2009. The Superorganism: The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies, W.W. Norton & Company.
- Witte K, Sawka N. 2003 Sexual imprinting on a novel trait in the dimorphic zebra finch: sexes differ. *Animal Behaviour* 65:195-203.
- Wittenberger JF. 1979. The evolution of mating systems in birds and mammals. In *Handbook of behavioral neurobiology*, ed. P. Marler and J. Vandenberg, 271-349. New York: Plenum.
- Wittenberger JF, Tilson RL. 1980. The evolution of monogamy: Hypotheses and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:197-232.
- Wolff JO. 1985, Maternal aggression as a deterrent to infanticide in *Peromyscus leucopus* and *P. maniculatus*. *Animal Behaviour* 33:117-123.
- Wolff JO. 1993. Why are female small mammals territorial? *Oikos* 68:364-370.
- Wolff JO. 1998. An offspring-defence hypothesis for territoriality in female mammals. *Ethology Ecology and Evolution* 10:227-239.
- Wolff JO. 2003. Density-dependence and the socioecology of space use in rodents. In *Rats, mice and people: Rodent biology and management*. (eds Singleton G R, Hinds L A, Krebs C J, Spratt). Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research.
- Wolff JO. 2008. Alternative reproductive tactics in nonprimate mammals. In: *Alternative reproductive tactics: An integrative approach*, R. Oliveira, M. Taborsky and H.J. Brockmann (eds.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Wolff JO, Macdonald DW. 2004. Promiscuous females protect their offspring. *Trends in Ecology and Evolution* 19:127-134.
- Wolff JO, Sherman PW. 2007. *Rodent Societies: An Ecological, Evolutionary Perspective*. University of Chicago Press.
- Wong BBM, Candolin U. 2005. How is female mate choice affected by male competition? *Biological Reviews* 80:559-571.
- Yletyinen S, Norrdahl K. 2008. Habitat use of field voles (*Microtus agrestis*) in wide and narrow buffer zones. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 123:194-200.

- Ylönen H, Horne TJ. 2002. Infanticide and effectiveness of pup protection in bank voles: does the mother recognise a killer? *Acta ethologica* 4:97-101.
- Ylönen H, Koskela E, Mappes T. 1997. Infanticide in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*): occurrence and the effect of familiarity on female infanticide. *Annales Zoologici Fennici* 31:259-266.
- Yokoi S, Ansai S, Kinoshita M, Naruse K, Kamei Y, Young LJ, Okuyama T, Takeuchi H. 2016. Mate-guarding behavior enhances male reproductive success via familiarization with mating partners in medaka fish. *Frontiers in Zoology* 17:13-21.
- Zahavi A. 1975. Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53:205-214.
- Zahavi A. 1977. The cost of honesty (Further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology* 67:603-605.
- Zahavi A, Zahavi A. 1997. The handicap principle: a missing piece of Darwin's puzzle. Oxford University Press. Oxford.



Comportamiento animal reproductivo

Un enfoque evolutivo

Andrea Rosa Steinmann

La ecología comportamental es un campo del conocimiento de la biología que acude a la etiología como mecanismo explicativo de ciertos procesos ecológicos, cualificando y cuantificando las respuestas de los individuos a los mismos. Entre otros aspectos, la ecología comportamental evalúa cómo un determinado comportamiento maximiza el éxito reproductivo de los individuos. Así, se ocupa de analizar el valor relativo de aptitud que representan las diferentes estrategias comportamentales exhibidas por los individuos de una población. En esta oportunidad, a diferencia de los libros publicados anteriormente en esta misma editorial (Steinmann, 2013, y Steinmann y Bonatto, 2015), en este libro se desarrolla especialmente el comportamiento reproductivo animal. Así, este texto refiere a señales de comunicación, conflicto sexual, modo de selección de parejas pre y postapareamiento, y evolución de sistemas, estrategias y tácticas de apareamiento. Los contenidos se analizan desde la perspectiva de la evolución biológica, por lo cual el mecanismo de la selección natural y la selección constituyen el marco teórico transversal de toda la obra. Además, cada uno de ellos se encuentra acompañado por numerosos ejemplos provenientes de estudios científicos sobre el comportamiento reproductivo de especies animales.

Colección PASATEXTOS

Unio
editora

e-book



Universidad Nacional
de Río Cuarto
Secretaría Académica